

# STUDIER ÖVER BARRTRÄDSPLANTANS UTVECKLING I RÅHUMUS

STUDIEN ÜBER DIE ENTWICKLUNG DER NADELBAUMPFLANZE IN ROHHUMUS

## I. BETYDELSEN AV KVÄVEMOBILISERINGEN I RÅHUMUSTÄCKET FÖR TALL- OCH GRANPLANTANS FÖRSTA UTVECKLING

(MED TVÅ TAVLOR)

*I. Die Bedeutung der Stickstoffmobilisierung in der Rohhumusdecke für die erste Entwicklung der  
Kiefern- und Fichtenpflanze  
(Mit zwei Tafeln)*

AV

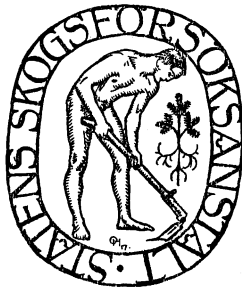
HENRIK HESSELMAN

## II. MYKORRHIZANS UTBILDNING HOS TALLPLANTAN I OLIKA RÅHUMUSFORMER

*II. Die Ausbildung der Mykorrhiza bei der Kiefernnpflanze in verschiedenen Rohhumusformen*

AV

ELIAS MELIN



---

MEDDELANDEN FRÅN STATENS SKOGSFÖRSÖKSANSTALT  
HÄFTE 23 · N:o 6-7

---

MEDDELANDEN

FRÅN

STATENS  
SKOGSFÖRSÖKSANSTALT

HÄFTE 23. 1926—27

MITTEILUNGEN AUS DER  
FORSTLICHEN VERSUCHS-  
ANSTALT SCHWEDENS

**23. HEFT**

REPORTS OF THE SWEDISH  
INSTITUTE OF EXPERIMENTAL  
FORESTRY

**N:o 23**

BULLETIN DE L'INSTITUT D'EXPÉRIMENTATION  
FORESTIÈRE DE LA SUÈDE

**N:o 23**



1880. évi évkönyv  
a Magyar Tudományos Akadémia  
Könyvtárához

1880. évi évkönyv  
a Magyar Tudományos Akadémia  
Könyvtárához

1880. évi évkönyv  
a Magyar Tudományos Akadémia  
Könyvtárához

1880. évi évkönyv  
a Magyar Tudományos Akadémia  
Könyvtárához

REDAKTŐR:  
PROFESSOR DR HENRIK HESSELMAN

1880. évi évkönyv  
a Magyar Tudományos Akadémia  
Könyvtárához

# INNEHÅLL:

	Sid.
Anmärkning av redaktören .....	II
ENEROTH, O.: Studier över risken vid användning av tallfrö av för orten främmande proveniens .....	I
A study on the risks of using in a particular district pine-seed from other sources .....	59
PETTERSON, HENRIK: Studier över stamformen .....	63
Studien über die Stammform .....	147
TRÄGÅRDH, IVAR: Entomologiska analyser av torkande träd .....	191
Entomological analysis of dying trees .....	213
WIBECK, EDVARD: Vår- eller höstsådd. Redogörelse för jämförande såddförsök, utförda av Statens skogsförsöksanstalt under tidsperioden 1912—1921 .....	217
Spring or autumn sowing .....	286
TIRÉN, LARS: Om barrytans storlek hos tallbestånd .....	295
Über die Grösse der Nadelfläche einiger Kiefernbestände .....	330
HESSELMAN, HENRIK: Studier över barrträdsplantans utveckling i råhumus. I. Betydelsen av kvävemobiliseringen i råhumustacket för tall- och granplantans första utveckling .....	337
Studien über die Entwicklung der Nadelbaumpflanze in Rohhumus. I. Die Bedeutung der Stickstoffmobilisierung in der Rohhumus- decke für die erste Entwicklung der Kiefern- und Fichtenpflanze .....	412
MELIN, ELIAS: Studier över barrträdsplantans utveckling i råhu- mus. II. Mykorrhizans utbildning hos tallplantan i olika råhumus- former .....	433
Studien über die Entwicklung der Nadelbaumpflanze in Rohhumus. II. Die Ausbildung der Mykorrhiza bei der Kiefern-pflanze in ver- schiedenen Rohhumusformen .....	487
JONSON, TOR: Stamformsproblemet. Några synpunkter och siffror till dess belysning .....	495
Das Schaftformproblem. Einige Gesichtspunkte und Ziffern zu seiner Beleuchtung .....	581
Redogörelse för verksamheten vid Statens skogsförsöksanstalt under femårsperioden 1922—1926 jämte förslag till arbets- program. (Bericht über die Tätigkeit der Forstlichen Versuchs- anstalt Schwedens während der Periode 1922—1926; Account of the Work at the Swedish Institute of Experimental Forestry in the Period 1922—1926.)	
I. Gemensamma angelägenheter (Gemeinsame Angelegen- heiten: Common Topics) av HENRIK HESSELMAN .....	587
II. Skogsavdelningen (Forstliche Abteilung; Forestry division) av HENRIK PETTERSON .....	590
III. Naturvetenskapliga avdelningen (Naturwissenschaftliche Abteilung; Botanical-Geological division) av HENRIK HESSELMAN .....	597

	Sid.
IV. Skogsentomologiska avdelningen (Forstentomologische Abteilung; Entomological division) av IVAR TRÄGÅRDH.....	607
V. Avdelningen för föryngringsförsök i Norrland (Abteilung für Verjüngungsversuche in Norrland; Division for Afforestation in Norrland) av EDVARD WIBECK .....	613
<b>Redogörelse för verksamheten vid Statens skogsförsöksanstalt under år 1926.</b> (Bericht über die Tätigkeit der Forstlichen Versuchsanstalt Schwedens im Jahre 1926; Report on the Work of the Swedish Institute of Experimental Forestry).	
Allmän redogörelse av HENRIK HESSELMAN .....	626
I. Skogsavdelningen (Forstliche Abteilung; Forestry division) av HENRIK PETTERSON .....	626
II. Naturvetenskapliga avdelningen (Naturwissenschaftliche Abteilung; Botanical-Geological division) av HENRIK HESSELMAN .....	634
III. Skogsentomologiska avdelningen (Forstentomologische Abteilung; Entomological division) av IVAR TRÄGÅRDH.....	635
IV. Avdelningen för föryngringsförsök i Norrland (Abteilung für die Verjüngungsversuche in Norrland; Division for Afforestation problems in Norrland) av EDVARD WIBECK .....	636

#### Anmärkning av redaktören:

Då i föreliggande häfte av Skogsförsöksanstaltens Meddelanden förekommer en avhandling av professor HENRIK PETTERSON, som behandlar stamformsproblemet från delvis nya synpunkter och som i vissa punkter kritiserar den hos oss mest i praktiken använda metoden för stamformsuppskattningar, har jag, för att få frågan allsidigt belyst, öppnat Skogsförsöksanstaltens Meddelanden även för en avhandling om stamformsproblemet av professor TOR JONSON, som hittills mer än någon annan svensk forskare arbetat med denna fråga.

HENRIK HESSELMAN.



## STUDIER ÖVER BARRTRÄDSPLANTANS UTVECKLING I RÅHUMUS.

### II. MYKORRHIZANS UTBILDNING HOS TALL- PLANTAN I OLIKA RÅHUMUSFORMER.

I tidigare arbeten har jag framhållit, att trädens mykorrhizor uppbyggas av ett stort antal svamparter, bland vilka framför allt hymenomyceter spela en framträdande roll. De senare ha av mig benämnts de egentliga mykorrhizasvamparna, då de otvivelaktigt ha den största betydelsen för mykorrhizabildningen. Om dessa finnas närvarande och förhållandena äro för båda komponenterna (svamp och rot) gynnsamma, konstitueras mykorrhizor av den typ, som vi äro vana att finna i godartad råhumus.

Mykorrhizasymbiosen är att uppfatta som en dubbelparasitism (MELIN 1923, s. 266), där båda parterna så att säga utnyttja varandra. Om den ena komponenten av en eller annan anledning utvecklas svagare än den andra, kan karaktären av antagonism mer eller mindre tydligt framträda. Så inträffade exempelvis i renkulturer, att svaga plantor angreps ensidigt parasitiskt av mykorrhizasvamparna och skadades (MELIN 1925, s. 89). Jag har uttalat som sannolikt, att liknande fall av ensidig parasitism understundom kunna förekomma även i naturen (MELIN 1924, s. 221; 1925, s. 114).

Frågan om mykorrhizornas betydelse kompliceras ofta därigenom att ett accessoriskt mycel ej sällan uppträder i desamma. Detta har benämnts med det provisoriska namnet *Mycelium Radicis atrovirens* (MELIN 1923). Det har isolerats från såväl mykorrhizorna som yngre och äldre långrötter och synes ha en mycket allmän utbredning. I renkultur tillsammans med plantorna har det förhållit sig ensidigt parasitiskt. Det har ej bildat mykorrhizor, men däremot pseudomykorrhizor. Jag har uttalat den förmodan, att mycelets parasitiska egenskaper i naturen till en viss grad motverkas, om plantorna och träden äro kraftiga (MELIN l. c., s. 272). Dess inträngande i rötterna synes dessutom i hög grad försvåras genom de egentliga mykorrhizasvamparna (MELIN l. c., s. 270).

Utom de egentliga mykorrhizasvamparna förekomma även sådana, som i renkultur varit uteslutande ensidigt parasitiska. Bland dessa har isolerats en art, som benämnts *Rhizoctonia silvestris* och som torde tillhöra ascomyceterna. Av allt att döma är denna sällsynt (MELIN l. c., s. 271). Huruvida den i naturen är ensidigt parasitisk, har ej kunnat avgöras. Det är möjligt, att även denna art under för den högre symbionten gynnsamma förhållanden lever i mutualistisk symbios med rötterna, liksom de egentliga mykorrhizasvamparna. Av renkulturerna måste man emellertid antaga, att *R. silvestris* har en större böjelse för ensidigt parasitiskt levnadssätt än de mykorrhizabildande hymenomyceterna (MELIN 1925, s. 115).

Om mykorrhizabildning av en eller annan anledning ej kommer till stånd, angripas kortrötterna vanligen av triviala marksvampar eller mycel av *M. R. atrovirens*-typ och pseudomykorrhizor konstitueras. Pseudomykorrhizorna synas i allmänhet böra betraktas som hämningsbildningar och torde i stort sett vara för plantorna och träden ogynnsamma (MELIN 1923, s. 272).

Det är givetvis av stor betydelse att ingående studera mykorrhizornas och pseudomykorrhizornas förekomst i naturen. Å andra sidan har det ett stort teoretiskt och praktiskt intresse att undersöka betingelserna för mykorrhizabildningen i naturen och under vilka förhållanden en mutualistisk symbios kommer till stånd. Som jag tidigare betonat, böra dessa undersökningar utföras i samband med utforskandet av humustäckets egenskaper och biologi.

Den nedan meddelade undersökningen avser att belysa frågan om mykorrhizornas och pseudomykorrhizornas utveckling hos ettåriga tallplantor i skilda råhumusformer. Då dessa humusformers kvävemobilisering liksom även plantornas utveckling är i detalj studerad av HESSELMAN (1927), kan mykorrhizabildningen ställas i belysning av dessa faktorer.

Enligt undersökningsplanen utfördes en noggrann analys av rötterna hos ettåriga plantor från de av HESSELMAN (l. c.) utförda försöksserierna. Det må emellertid framhållas, att undersökningen är ofullständig så till vida, att ej plantor från alla försöksserier kunnat analyseras. I de flesta fall pressades nämligen plantorna omedelbart efter upptagandet, och det visade sig, att en mera noggrann undersökning ej var möjlig på så behandlat material.

Den utförligaste undersökningen har gjorts av ettåriga tallplantor, upptragna i humusprov från Fagerheden (HESSELMAN 1927, försöksserie A<sub>1</sub>). Då plantorna upptogs ur krukorna i början av november 1922, underkastades rotsystemet en förberedande okulär granskning. Olika typer

av kortrötter urskildes preliminärt och fixerades, varefter några typiska plantor — i allmänhet fyra från varje försök — spritlades för senare undersökning. Kortrötterna fixerades i ZENKERS vätska (MELIN 1923, s. 89). För den senare färgningen av mikrotomsnitten användes orseillin BB och anilinblått (MELIN l. c.). Från försöksserie B (humus från Jön-åker) hade spritlagts för rotundersökning en planta från resp. F- och H-skikten. Från övriga serier har lämpligt material ej stått till förfogande. Med humusformerna i försöksserie D (humus från olika bestånd i Kulbäckslidens försökspark) gjordes emellertid sommaren 1926 ett nytt försök med särskild tanke på undersökning av rötterna. Plantorna i en av två parallellkrukor upptogs för granskning i november samma år och spritlades för vidare undersökning. Dessa plantor ha hittills endast preliminärt undersökts.

Materialet undersöktes under januari—april 1927. Rötterna analyserades så noggrant som möjligt, varvid varje kortrot granskades mikroskopiskt under svag förstoring. I ett mycket stort antal fall snittades dessutom kortrötterna för en mera ingående undersökning.

Följande typer av mykorrhizor och pseudomykorrhizor ha urskilts.

Mykorrhiza A. Motsvarar de av mig tidigare beskrivna gaffelmykorrhizorna av typ I och II (MELIN 1923, s. 89 ff.). De ektotrofa och ektendotrofa typerna ha ej med säkerhet kunnat skiljas från varandra på det fixerade materialet, enär fixeringen gjorts så sent som i november. Hyfmanteln är tunn eller saknas. Hyfsträngar äro ej utbildade. Vissa variationer med avseende på den inre strukturen kunna förekomma, beroende på skilda svampsymbionter och olikheter beträffande humusformerna. — Antingen har hela kortroten samma byggnad eller också har nedre delen pseudomykorrhizastruktur. Mykorrhizapartiet är i varje fall större än pseudomykorrhizadelen (fig. 1: 1—3).

Mykorrhiza B. Kombinerad mykorrhiza av typ A och pseudomykorrhiza, där den senare upptager den nedre huvuddelen (fig. 1: 4—5). Ehuru det från logisk synpunkt är oriktigt att upptaga denna som en särskild mykorrhizatyp, har detta från praktisk synpunkt ansetts nödvändigt.

Mykorrhiza C. Motsvarar morfologiskt närmast den tidigare (MELIN 1923, s. 103) beskrivna knölmykorrhizan.<sup>1</sup> Från en tjock hyfmantel utgå mer eller mindre talrikt hyfer och hyfsträngar, vilka likna dem, som utstråla från knölmykorrhizan i råhumusmark och från den av *Boletus*-

<sup>1</sup> MASUI (1926 b) föreslår i stället för knölmykorrhiza benämningen sammansatt mykorrhiza (»compound mycorrhiza»). Då alla förgrenade mykorrhizor kunna med lika stort skäl sägas vara sammansatta, synes mig denna senare benämning mindre lyckad.



arter i renkultur bildade mykorrhizan. Hyferna ha dessutom den för *Boletus*-arter utmärkande pariga förgreningen och de karakteristiska beläggningarna på väggarna (MELIN 1923, s. 85, 210—211). Hyfsträngarna äro 50—75  $\mu$  tjocka och upplösas utåt så småningom i hyfer. Det är sålunda sannolikt, att denna mykorrhizatyp konstitueras av *Boletus*-arter, ehuru den är habituellt olik den av dessa bildade knölmykorrhizan i råhumusmark (MELIN 1923, s. 78; 1924, s. 200). Så är den exempelvis aldrig så starkt förgrenad och grenarna ej heller så samman-

vävda med varandra, som fallet är hos den senare. I fig. 1: 6—7 visas exempel på enkla C-mykorrhizor.

Mykorrhiza D. Färgen är mer eller mindre svart. Hyfmanteln består antingen av ett inre skikt hyalina och ett yttre skikt svartbruna hyfer eller enbart av detta senare. Från ytan utstråla talrika svartbruna hyfer.

Mykorrhiza E. Denna har habituellt stor likhet med A-mykorrhizan, från vilken den dock skiljes bl. a. genom en synnerligen kraftig intracellulär infektion. Den har observerats endast i c-försöket med humusform IV.

Mykorrhiza F. Tunn och pseudomykorrhizalik. Har med

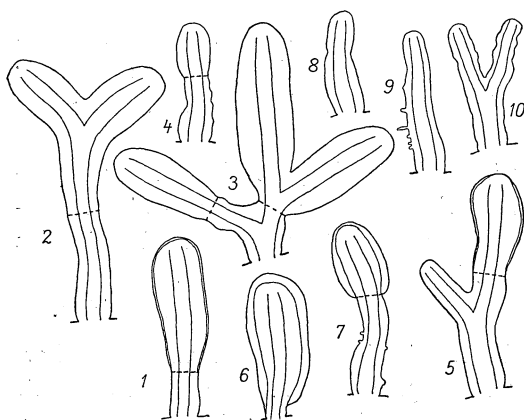


Fig. 1. Exempel på mykorrhizor av typerna A—C och pseudomykorrhizor: 1—3 tillhöra mykorrhizatyp A, 4—5 mykorrhizatyp B, 6—7 mykorrhizatyp C (enkel), 8—10 pseudomykorrhizor. Kortrötterna ha nedanför de streckade linjerna pseudomykorrhizastruktur. — c:a 20  $\times$  1.

Beispiele von Mykorrhizen der Typen A—C und von Pseudomykorrhizen: 1—3 gehören zum Typus A, 4—5 zu B, 6—7 zu C (einfach), 8—10 sind Pseudomykorrhizen. Die Kurzwürzeln haben unter den gestrichelten Linien Pseudomykorrhizastruktur. — Etwa 20  $\times$  1.

säkerhet observerats endast i kontrollförsöket (sand och dest. vatten). Den synes uppbyggas av hyfer av *Rhizoctonia*-typ.

Pseudomykorrhizorna likna habituellt de av mig tidigare beskrivna (MELIN 1917; 1923; 1924). I sin typiska form ha de uteslutande intracellulär infektion. Understundom har dock sporadiskt ett intercellulärt nätverk kommit till stånd, vanligen omkring de inre barkcellerna, utan att typen i övrigt förändrats. Den förra benämnes här A-typen, den senare B-typen. I fig. 1: 8—10 äro en gaffelgrenad och två enkla pseudomykorrhizor schematiskt avbildade.

I nedanstående kapitel I—IV lämnas en detaljerad skildring av svamparnas förhållande till rötterna i försöken med humus från Fagerheden.

Då vissa variationer inom de flesta mykorrhiza- och pseudomykorrhiza-typer kunna förefinnas, lämnas i allmänhet en kort beskrivning från varje försök.

## I. Humus från 1908 års kalhygge i granskog å Roklidens försöksfält, Fagerheden (humusprov IV).

### 1. Plantorna i humusförsöken.

Rötterna äro utvecklade på samma sätt i a- och b-försöken. Så gott som alla kortrötter — 87—97 % hos 5 analyserade plantor — äro utbildade till synnerligen vackra mykorrhizor av typ A. Dessutom finnas enstaka svarta eller svartnande mykorrhizor (typ D) och enstaka pseudo-mykorrhizor.

De olika typernas frekvens framgår av tabell 1.

Tabell 1. Kortrötternas utbildning hos analyserade ettåriga tallplantor i försöken med humus från 1908 års kalhygge i granskog å Roklidens försöksfält.

Die Ausbildung der Kurzwurzeln bei analysierten einjährigen Kiefernpflanzen in den Versuchen mit Humus aus der Kahlhiebsfläche vom Jahre 1908, Versuchsfeld Rokliden, Fagerheden.

Försök	Nr	Längden der Lang- wurzeln	Lå- grötternas längd mm	Mykor- rhiza A		Mykor- rhiza B		Mykor- rhiza C		Mykor- rhiza D		Mykor- rhiza E		Pseudo- mykor- rhiza	
				antal	%	antal	%	antal	%	antal	%	antal	%	antal	%
a. Humus + dest.															
vatten .....	1	954	294	96	0	0	0	0	0	4	1	0	0	10	3
D:o .....	2	1 227	419	87	0	0	0	0	0	31	6	0	0	33	7
D:o .....	3	1 967	601	96	0	0	0	0	0	13	2	0	0	12	2
b. Humus + ex-															
trakt .....	4	905	388	96	0	0	0	0	0	15	4	0	0	0	0
D:o .....	5	1 100	556	97	0	0	0	0	0	12	2	0	0	5	1
c. Extrakt .....	6	904	0	0	38	7	9	2	0	0	0	0	0	456	91
D:o .....	7	725	0	0	72	18	4	1	0	0	25	6	306	75	

I fig. 2 ha avbildats två övre sidorötter av första ordningen från en planta tillhörande a-försöken och i fig. 3 två motsvarande rötter från en planta från b-försöken. Kortrötterna tillhöra så gott som undantagslöst mykorrhizatyp A. Undantag härifrån utgöra de två översta kortrötterna i fig. 2 a och den översta i fig. 3 a, vilka äro svarta mykorrhizor av typ D.

Mykorrhiza A. Denna är dels enkel, intill 6 mm lång, dels enkelt eller dubbelt gaffelgrenad. De förra äro på de flesta långrötter dominerande, å de äldre sidorötternas basala delar äro dock gaffelmykorrhizorna understundom talrikast. Tjockleken är ungefär densamma i de övre och nedre delarna,

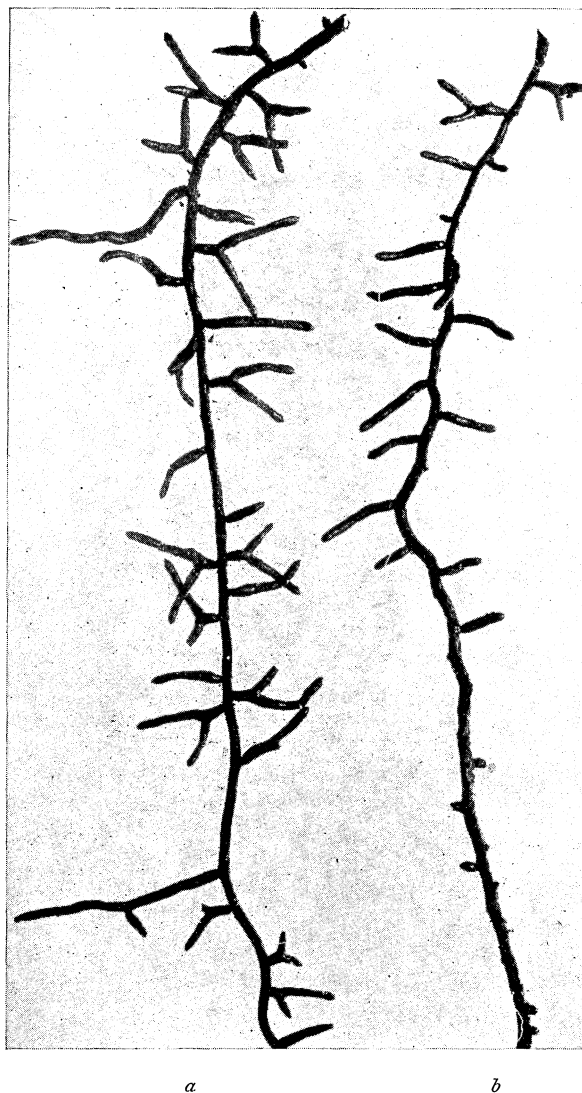


Fig. 2. Två övre sidorötter av första ordningen hos ettårig tallplanta från a-försöket med humusform IV. *a* har upptill två korta mykorrhizor av typ D, i övrigt utslutande A-mykorrhizor, *b* har endast A-mykorrhizor. —  $4 \times 1$ .

Zwei der oberen Seitenwurzeln erster Ordnung einer einjährigen Kiefernpflanze vom a-Versuch mit Humusform IV. *a* hat oben zwei kurze Mykorrhizen vom Typus D, sonst ausschliesslich A-Mykorrhizen, *b* hat nur A-Mykorrhizen. —  $4 \times 1$ .

(MELIN 1923, s. 90), vanligen  $3-4 \mu$  tjocka, understundom trädlikt förgrenade. I de utvuxna barkcellerna ha hyfer ej observerats.

Inströdda bland de nämnda mykorrhizorna förekomma enstaka tunna, enkla

nämligen  $0,4$  mm. Färgen var vid vegetationsperiodens slut hos alla smutsigt ljusgul.

Från ytan utstråla c:a  $3 \mu$  tjocka, med schnallen försedda hyfer, som aldrig bilda strängar. Hyfmanteln är i allmänhet tämligen tunn, omkring  $20 \mu$  tjock; undantagsvis kan den nå en tjocklek av  $40 \mu$ . Omkring mykorrhizornas spets är den i regel tunnare, c:a  $5 \mu$  tjock, eller kan helt och hållet saknas. Hyfmantelns pseudoparenkym består av  $3-4 \mu$  tjocka celler, som ha tunna, hyalina väggar och tämligen stora, pariga cellkärnor (c:a  $2 \mu$  i genomskärning). Det hartigska nätverket är vanligen enskiktat,  $3-5 \mu$  tjockt, bestående av tunnväggiga, hyalina celler, som ha levande, pariga kärnor av samma storlek som i hyfmanteln. De av det hartigska nätverket omgivna barkcellerna ha levande, kromatinrika kärnor. Även i mykorrhizornas basala delar, där strukturen är densamma som i de övre, äro cellkärnorna levande. Deras storlek är i de yttre barkcellerna  $12-13 \times 13-15 \mu$ , i de mellersta och inre  $15-16 \times 17 \mu$ .

I det yttre garvämnesskiktet finnas glest tunnväggiga haustoriehyfer

mykorrhizor, som sakna hyfmantel. Deras tjocklek växlar mellan 0,25 och 0,3 mm, i regel äro de mycket korta (fig. 3 b, vid  $\times \times$ ). I övrigt äro de byggda som A.

Mykorrhiza D. Vanligen enkel, intill 0,4 mm tjock och maximalt 3 mm lång. Hos en planta observerades två gaffelmykorrhizor av denna typ. Färgen är svart.

I fig. 2 a och 3 a synas längst upp (vid  $\times$ ) enkla mykorrhizor av denna typ.

Från manteln utstråla utom hyalina hyfer talrika mörkbruna, småknottriga hyfer av det utseende som *M. R. atrovirens* företer. Deras tjocklek är c:a 4  $\mu$ . Hyfmanteln är 10–20  $\mu$  mäktig, bestående av stora, intill 7–8  $\mu$  tjocka celler med tjocka och mörkbruna väggar. Understundom kan finnas ett inre skikt av hyalina, tunnväggiga celler. Den svartbruna manteln har från ytan betraktad en karakteristisk, nätformig struktur (jfr fig. 10). Det hartigska nätverket, som i stort sett består av hyalina, tvåkärniga celler, är 3–4  $\mu$  tjockt, i yttre delen sporadiskt dock ända till 15  $\mu$  och av bruna enkärniga celler.

De av det hartigska nätverket omgivna barkcellerna, som ha levande cellkärnor, genomkorsas av enstaka grova (intill 6  $\mu$ ) och tjockväggiga hyfer.

Enstaka gula mykorrhizor ha svarta spetsar, från vilka *atrovirens*-mycel utstrålar, under det att från de gula mellersta och nedre delarna schnallenmycel utgår. De svarta spetsarna äro byggda som mykorrhiza D, under det att kort-

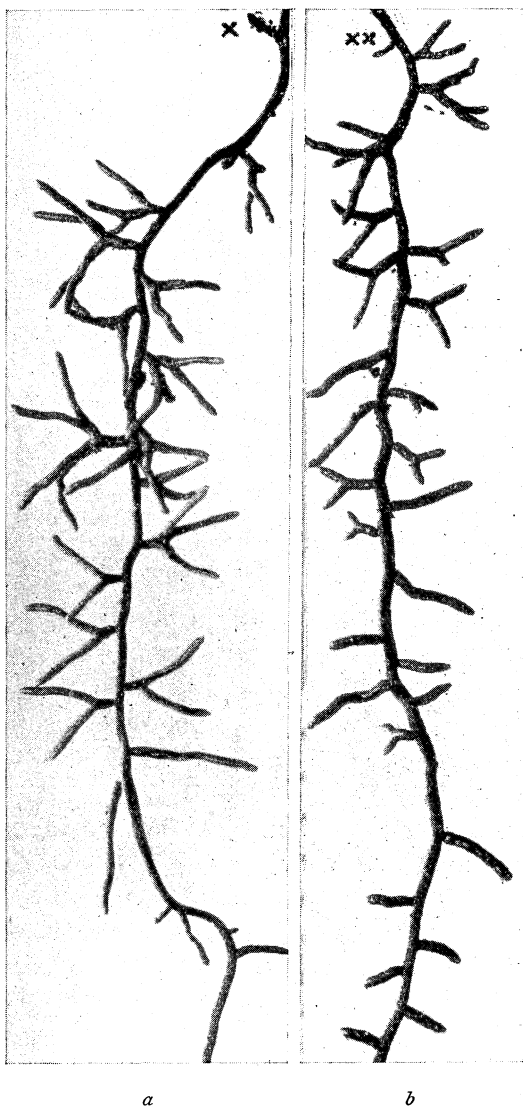


Fig. 3. Två övre sidorötter av första ordningen hos ettårig tallplanta från b-försöket med humusform IV. a har upptill en D-mykorrhiza ( $\times$ ), b upptill en A-mykorrhiza utan mantel ( $\times \times$ ), i övrigt ha båda sidorötterna A-mykorrhizor av normal typ. — 4 $\times$ 1.

Zwei obere Seitenwurzeln erster Ordnung einer einjährigen Kiefernpflanze vom b-Versuch mit Humusform IV. a hat oben eine D-Mykorrhiza ( $\times$ ), b oben eine A-Mykorrhiza ohne Mantel ( $\times \times$ ). Sonst haben die beiden Seitenwurzeln A-Mykorrhizen vom normalen Typus. — 4 $\times$ 1.

rötterna i övrigt som mykorrhiza A. Även omkring de gula partierna förekomma här och var *atrovirens*-hyfer, som fläckvis koncentreras till större eller mindre förband.

Pseudomykorrhizorna äro enkla, 0,2 mm tjocka. Färgen är smutsigt gulbrun. I deras barkceller förekomma enstaka hyalina hyfer. I övrigt ha de ej ägnats någon mera ingående undersökning.

Långrötterna sakna rothår, eller sådana förekomma sporadiskt i de basala delarna. Även långrötterna ha i stor utsträckning mykorrhizastruktur. Mantel saknas visserligen, men det hartigska nätverket är ofta mer eller mindre regelbundet utbildat och består vanligen av ett enkelt skikt hyalina, plasma-rika, c:a 4  $\mu$  tjocka celler, som ha stora, levande cellkärnor. Även i de av det hartigska nätverket omgivna barkcellerna äro kärnorna levande, i de inre cellerna 16  $\times$  17  $\mu$  i genomskärning.

I de av det hartigska nätverket omgivna barkcellerna finnas dessutom enstaka, sannolikt sekundärt invuxna hyfer (3—4  $\mu$  i genomskärning). Sklerotieartade anhopningar av hyfer saknas. I de fall, då det hartigska nätverket ej är utbildat i långrötterna, förekomma vanligen enstaka, hyalina hyfer intracellulärt i barkcellerna. De långrötter, som uppbära svarta mykorrhizor (typ D), kunna i detta fall dessutom vara mer eller mindre kraftigt infekterade av svartbruna hyfer, som genomkorsa cellerna.

Svamparnas natur. Mykorrhizorna av typ A uppbyggas synbarligen av hymenomyceter. Man måste antaga, att ett flertal arter därvid äro delaktiga. Det synes nämligen ytterst osannolikt, att mykorrhizabildande hyfer av endast en art funnits i den använda humusen. Mykorrhizastrukturen i långrötterna torde ha orsakats av samma arter som mykorrhiza A.

Mykorrhizorna av typ D ha med sannolikhet uppkommit på det sätt, att mykorrhizor av typ A överväxts av mycel av *M. R. atrovirens*-typ, som bildat en sekundär svartbrun mantel. Det synes i första hand vara de tunna mykorrhizorna utan mantel (jfr ovan), som blivit övervuxna av det svartbruna mycelet. Delvis ha hyferna från den sekundära manteln inträngt mellan de yttre cellerna. Huvudsakligen utgöres emellertid det hartigska nätverket av samma svampar som i mykorrhiza A.

De i långrötterna understundom uppträdande svartbruna hyferna tillhöra samma myceltyp som de just nämnda. Det har sitt intresse att konstatera, att de huvudsakligen förekomma i de långrötter, som sakna det intercellulära nätverket.

Sammanfattande beträffande mykorrhizorna i nämnda humusförsök kan sägas:

Mykorrhizorna ha konstituerats med mycket stor lätthet. Redan vid sitt framträngande genom moderroten eller omedelbart därefter ha sugrötterna infekterats av svamparna. På grund därav ha kortrötterna helt och hållet ombildats till my-

korrrhizor. På pseudomykorrhiza-partier sittande mykorrrhizor — sådana som beskrivas i övriga försök — saknas.

Mykorrrhizorna ha en jämförelsevis lång livslängd. I november kunde ej några tecken till avdöende av de under året bildade observeras. Även de basala, av intercellulärt nätverk omgivna barkcellerna hade levande, kromatinrika kärnor.

Vilken roll mycelet av *M. R. atrovirens*-typ spelar, kan ej med säkerhet avgöras. Dess i de motsvarande c-försöken påvisade ensidigt parasitiska tendens synes i varje fall vara mildrad, sannolikt tack vare plantornas och de egentliga mykorrhizasvamparnas kraftiga utveckling. Detta överensstämmer med vad jag tidigare antagit (MELIN 1923, s. 272).

Angående pseudomykorrrhizornas natur kan ingenting med större säkerhet sägas, då en mera ingående undersökning ej utförts.

## 2. Plantorna i sand, bevattnade med humusextrakt.

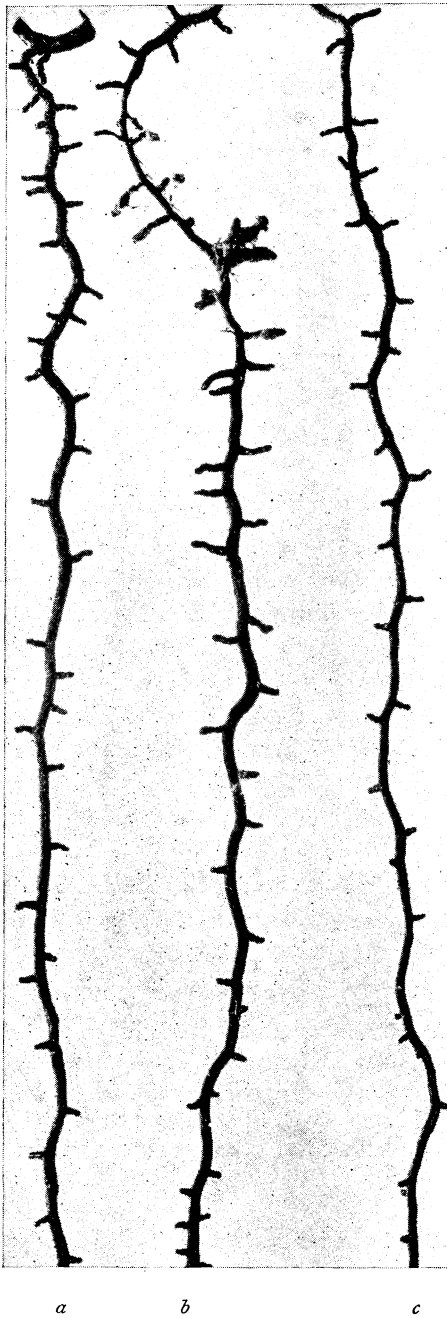
De flesta kortrötterna äro vid första årets slut utbildade som pseudomykorrrhizor (A). En del av dessa ha nyligen börjat ombildas till mykorrrhizor, varvid spetsarna erhållit mykorrhizastruktur, under det att kortrötterna i övrigt bibehållit sin pseudomykorrhiza-typ. Mycel av *M. R. atrovirens*-typ har i allmänhet bildat en sekundär svartbrun mantel (mykorrhiza D). Dessutom finnas enstaka kortrötter utbildade till mykorrhiza C. Hos en analyserad planta fanns ytterligare en mykorrhiza-typ (E) företrädd.

De olika typernas fördelning hos två analyserade plantor framgår av tabell 1.

I fig. 4 äro de tre övre sidorötterna hos en undersökt planta avbildade. Rötterna a och c ha endast pseudomykorrrhizor, b har upptill pseudomykorrrhizor, under dessa finnes en grupp enkla och förgrenade mykorrrhizor av typ C, under dessa åter 12 mykorrrhizor av typ D; nedtill uteslutande pseudomykorrrhizor.

Pseudomykorrrhizorna äro enkla, vanligen omkring 1 mm långa (maximalt 2 mm) och 0,2—0,3 mm tjocka. Till färgen äro de mörkbruna med något ljusare spets. I allmänhet saknas rothår, mera sällan finnas mer eller mindre förkrympta sådana. Såväl hyfmantel som det hartigska nätverket saknas, hyfer förekomma endast intracellulärt i barkcellerna. Pseudomykorrrhizorna äro av två slag:

1) De intracellulära hyferna förekomma mindre talrikt. Typen är densamma som beskrivits av mig tidigare (MELIN 1923, s. III; 1924, s. 202, fig. 6). I barkcellerna, som äro tämligen små och innehålla betydliga mängder garvämnen, observeras enstaka jämntjocka hyfer, 2—3  $\mu$  i genomskärning. Barkcellernas kärnor äro vanligen degenererade. Ifrån pseudomykorrrhizornas yta utstråla enstaka, vanligen hyalina hyfer.



2) I barkcellerna förekomma talrikt tjocka hyfer. Dessa äro kortcelliga, ofta pärlbandslikt insnörda, 6—10  $\mu$  i genomskärning (fig. 5 a). Hyfcellerna äro enkärniga. Barkcellernas kärnor äro liksom hos föregående typ degenererade. Betydliga mängder garvämnen finnas. Från dessa pseudomycorrhizor utstråla svartbruna, c:a 2  $\mu$  tjocka hyfer av *M. R. atrovirens*-typ. Det synes sannolikt, att det just är dessa hyfer, som bilda pärlbanden i barkcellerna. Likheten mellan denna pseudomycorrhizatyp och den av *M. R. atrovirens* i renkultur bildade är även slående (MELIN 1923, s. 236, fig. 90).

I båda typerna pseudomycorrhizor ha ej sällan i de yttre cellerna observerats bakterier, som nästan helt och hållet kunna utfylla dessa. Då bakterierna kraftigt färgas av anilinblått, framträda dessa celler vid svag förstoring kontrastrikt mot dem, som ej infekterats på detta sätt.

Mykorrhiza C. Enkel eller enkelt till dubbelt gaffelgrenad (fig. 4). De enkla mykorrhizorna och gaffelgrenarna kunna bli 0,5—0,6 mm i genomskärning. Hyfmanteln är av växlande tjocklek, intill 60  $\mu$  och består av intill 8  $\mu$  tjocka, hyalina celler. Det hartigska nätverket är vanligen 3—4  $\mu$ , i yttre delen dock ända till 6  $\mu$ . Sekundärt invuxna, intracellulära hyfer saknas i de yngre mykorrhizorna, i de äldre däremot finnas talrika hyalina sådana.

Fig. 4. Tre övre sidorötter av första ordningen hos ettårig tallplanta från c-försöket med humusform IV. a och c med uteslutande pseudomycorrhizor, b upptill en grupp enkla och förgrenade C-mycorrhizor, under dessa ett fåtal B-mycorrhizor, i övrigt pseudomycorrhizor. — 4  $\times$  1.

Drei obere Seitenwurzeln erster Ordnung einer einjährigen Kiefernpflanze vom c-Versuch mit Humusform IV. a und c haben ausschliesslich Pseudomycorrhizen, b oben eine Gruppe einfacher und verzweigter C-Mykorrhizen, unter diesen wenige B-Mykorrhizen, übrigens Pseudomycorrhizen. — 4  $\times$  1.

De kortrötter, som utbildats till mykorrhiza C, ha alltid i sin basala del pseudomykorrhizastruktur. De äro här betydligt tunnare,  $0,2-0,3$  mm tjocka. Hyfmantel och intercellulärt förlöpande hyfer saknas. I barkcellerna, vars kärnor vanligen äro degenererade, förekomma intracellulärt  $2-3 \mu$  tjocka hyfer. Synbarligen ha kortrötterna från början varit pseudomykorrhizor, vilkas spetsar tack vare *Boletus*-hyferna så småningom ombildats till mykorrhizor.

Livslängden av denna mykorrhizatyp är i försöken jämförelsevis kort. I de nybildade mykorrhizorna äro barkcellernas kärnor levande och mycket kromatinrika, i de äldre däremot degenererade. De av det hartigska nätverket omgivna cellerna innehålla hopkittade, svartbruna exkretionsprodukter, som delvis nästan utfylla dem. Dessutom kunna ofta iakttagas talrika hyalina,  $1-2 \mu$  tjocka hyfer, som genomkorsa cellerna. I alla undersökta fall ha centralcylinderns parenkymceller varit levande, innehållande rikligt stärkelse.

Mykorrhiza D. Utgöres till större delen av pseudomykorrhiza, spetsen har emellertid alltid mykorrhizastruktur. Än upptager mykorrhizapartiet  $\frac{1}{3}-\frac{1}{4}$  av hela kortroten, än endast själva spetsen. De äro enkla, intill  $1,5$  à  $2$  mm långa. Vanligen utstråla mer eller mindre talrikt dels svartbruna hyfer av *M. R. atrovirens*-typ, dels hyalina hyfer. Pseudomykorrhizadelen är  $0,25$ , mykorrhizadelen  $0,3$  mm tjock.

Pseudomykorrhizadelen visar i stort sett samma mikroskopiska byggnad som den nyss nämnda typ 2. Utom de tjocka, pärlbandslikt insnörda hyferna (fig. 5 a) kunna emellertid förekomma enstaka tunnare ( $3 \mu$  i genomskärning), jämntjocka hyfer av svartbrun färg. Barkcellerna utfyllas understundom helt och hållet av hyfer, som därvid kunna bilda svartbruna sklerotier. I ett observerat fall voro de flesta barkcellerna utfyllda av sådana sklerotier.

På gränsen mellan pseudomykorrhiza- och mykorrhizapartierna är den intra-



Fig. 5. Längdsnitt genom kortrötter från c-försöket med humusform IV. a pseudomykorrhiza av den kraftigt infekterade typen (de inre barkcellerna nästan utfyllda av grova hyfer), b gränzonen mellan pseudomykorrhiza- och mykorrhizapartierna i mykorrhiza D, där barkcellerna äro utfyllda med en pseudoparenkymatisk svampvävnad. —  $450 \times 1$ .

Längsschnitt durch Kurzwurzeln vom c-Versuche mit Humusform IV. a Pseudomykorrhiza des stark infizierten Typus (die inneren Rindenzellen sind von dicken Hyphen fast ausgefüllt), b die Grenzzone zwischen Pseudomykorrhizen- und Mykorrhizanteilen in Mykorrhiza D, wo die Rindenzellen durch ein pseudoparenchymatisches Pilzgewebe ausgefüllt ist. —  $450 \times 1$ .



cellulära infektionen i regel synnerligen kraftig. Här finner man nämligen barkcellerna utfyllda av en pseudoparenkymatisk hyfvävnad (fig. 5 b). Denna har emellertid i motsats till nämnda sklerotier aldrig brun färg.

Mykorrhizadelen har vanligen en 5—10  $\mu$  tjock hyfmantel. Understundom kan den emellertid bli betydligt tjockare och å andra sidan kan den nästan helt och hållet saknas. Manteln består av två olika skikt, ett inre av tunnväggiga, hyalina celler och ett yttre av tjockväggiga, svartbruna. Än är det förra dominerande, än det senare. Understundom finner man på en hyalin mantel endast enstaka svartbruna hyfer eller större eller mindre anhopningar av sådana. De svartbruna hyferna äro c:a 2  $\mu$ , de hyalina omkring 3  $\mu$  tjocka. Båda ha enkärniga celler.

Den inre byggnaden är i stort sett densamma som hos mykorrhiza A. Det hartigska nätverket är regelbundet utbildat, 3—4  $\mu$  tjockt, bestående av plasmarika, hyalina celler. Dessa äro enkärniga. Kärnorna äro 1,2  $\mu$  i genomskärning och sålunda mindre än hos mykorrhiza A i humusförsöken.

Det yttre garvämnesskiktet är ej så regelbundet utbildat som i humusförsöken. Dess celler innehålla 2—3  $\mu$  tjocka haustoriehyfer, som ha cellkärnor av samma storleksordning som i manteln och det hartigska nätverket (c:a 1  $\mu$  i genomskärning). Vanligen förekomma haustoriehyferna enstaka, understundom dock mera talrikt.

I barkcellerna ha sekundärt invuxna, intracellulära hyfer i regel ej observerats. Endast i undantagsfall ha enstaka svartbruna hyfer påträffats. Barkcellernas kärnor, som äro mycket kromatinrika, ha i de yttre cellerna en genomskärning av 10—14  $\times$  15—17  $\mu$  och i de inre en genomskärning av 15—17  $\times$  15—21  $\mu$ .

Mykorrhiza E. Hos en av de analyserade plantorna förekommo i huvudrotens nedre del en grupp enkla och gaffelformigt grenade mykorrhizor av säregen byggnad. De avvika till sin struktur avsevärt från dem i humusförsöken. Vanligen sitta de på ett kort skaft av pseudomykorrhizastruktur (typ A:2). De äro c:a 0,4 mm tjocka och hade vid vegetationsperiodens slut mörkbrun färg. Mantelns tjocklek växlar vanligen mellan 10—20  $\mu$ , men kan även helt och hållet saknas. Dess celler äro hyalina och tämligen stora (intill 6  $\mu$ ). Det hartigska nätverket är i barkens yttre del ända till 8  $\mu$  tjockt, bestående av ett skikt hyalina celler, som ofta äro pärlbandslikt insnörda, i den inre delen endast c:a 4  $\mu$  tjockt. Intracellulärt förekomma talrika 4—6  $\mu$  tjocka, rikt förgrenade hyfer, som ha ett oregelbundet, slingrande förlopp. Understundom kunna barkcellerna nästan helt och hållet utfyllas av hyfer. I de intracellulärt infekterade cellerna äro kärnorna vid vegetationsperiodens slut levande och mycket kromatinrika, 15—19  $\mu$  i genomskärning. Huruvida de intracellulära hyferna fragmenteras eller ej, kan ej för närvarande avgöras. Dessa mykorrhizor ha nämligen undersökts endast på för hand snittat material.

I de basala delarna, där hyfmantel saknades, fanns i regel det hartigska nätverket utbildat endast omkring de inre barkcellerna. I de yttre cellerna funnos talrika starkt ansvällda, intill 10  $\mu$  tjocka hyfer, som hade samma utseende som i de starkt infekterade pseudomykorrhizorna.

Långgrötterna ha i allmänhet svagt utbildade rothår, även om dessa förekomma något rikligare än i humusförsöken. Talrikast finnas de å rötternas äldre delar. På långgrötternas yta finner man ej sällan hyfer av *M. R. atro-*

*virens*-typ, som dock aldrig bilda hyfmantel. Intracellulärt förekomma i bark cellerna ofta talrika pärlbandslikt insnörda, grova hyfer av typ, som ovan beskrivits (jfr. fig. 5 a). Dessa kunna understundom utfylla cellerna. Deras celler äro enkärniga, och kärnorna ha samma storlek som hos hyferna i de starkt infekterade pseudomykorrhizorna (A:2). Infektionen är rikligast, där pseudomykorrhizor av sistnämnda typ förekomma. Understundom kunna bark cellerna här utfyllas av en pseudoparenkymatisk hyfvävnad, som antager brun färg — varvid även väggarna förtjockas — och närmast ger intryck av ett sklerotium. Partivis kunna alla yttre celler vara på detta sätt utfyllda av en sklerotieartad hyfvävnad (fig. 6).

Långrötter eller delar av sådana, som äro besatta med endast pseudomykorrhizor av typ A:1 (med mindre kraftig intracellulär infektion) innehålla mindre talrikt hyfer, som äro hyalina och jämntjocka, 2—3  $\mu$  i genomskärning. Där mykorrhizor av typ C förekomma, kan sporadiskt vara utbildat ett intill 10  $\mu$  tjockt intercellulärt nätverk mellan de yttre barkcellerna. Intracellulärt finnas i detta fall endast enstaka, hyalina, c:a 2  $\mu$  tjocka hyfer.



Fig. 6. Längdsnitt genom långrot med pseudoparenkymatisk svampvävnad i de yttre barkcellerna. Från c-försöket med humusform IV. — 450 $\times$ 1.

Längsschnitt durch eine Langwurzel mit pseudoparenchymatischem Pilzgewebe in den äusseren Rindenzellen. Vom c-Versuch mit Humusform IV. — 450 $\times$ 1.

Svamparnas natur. Pseudomykorrhizorna torde ha bildats dels av triviala marksvampar (typ 1), dels av mycel av *M. R. atrovirens*-typ (typ 2).

Vilken roll de egentliga mykorrhizasvamparna spelat, kan givetvis ej avgöras enbart genom en mikroskopisk undersökning. Det är emellertid sannolikt, att en del av de intracellulära hyferna tillhöra sådana svampar, ehuru de av en eller annan anledning ej utlöst mykorrhizabildning.

Att mykorrhiza C med sannolikhet konstituerats av *Boletus*-arter, har redan omnämnts.

Mykorrhiza D har uppkommit från pseudomykorrhizorna därigenom att i dessas spetsar mykorrhizabildning utlöstes. Om de mykorrhizabildande hyferna inträngt direkt utifrån eller om de funnits intracellulärt redan i pseudomykorrhizorna, kan ej avgöras. Båda möjligheterna äro lika tänkbara. De mykorrhizabildande svamparna synas vara andra arter än i humüs-försöken. Hyferna saknade schnallen, cellkärnorna voro mycket små och förekommo ej parigt. De nybildade mykorrhizaspet-sarna ha blivit övervuxna av mycel av *M. R. atrovirens*-typ. Än förekommer detta i begränsade förband på den hyalina manteln, än har det bildat en sekundär mantel utanpå den hyalina. Det är intressant att

jämföra de svartbruna hyfernas förhållande i pseudomykorrhizan och i mykorrhizadelen. I den förra utvecklas de synnerligen kraftigt intracellulärt och visa en tydlig parasitisk tendens, i den senare hämmas de märkbart i sitt inträngande, sannolikt tack vare de egentliga mykorrhizasvamparna. Varför det svartbruna mycelet bildar mantel uteslutande omkring mykorrhizaspetsen, torde bero på att härifrån vissa ämnen utdiffundera, som ha betydelse för mycelets utveckling. Sannolikt är det fråga om fosfatider, vilka ha en kraftigt stimulerande inverkan på såväl de egentliga mykorrhizasvamparna som *M. R. atrovirens* (MELIN 1925).

Vart de svampar höra, som uppbygga mykorrhizan av typ E, kan ej avgöras. De utstrålade hyferna saknade schnallen, något som dock ej utesluter, att de kunna tillhöra hymenomyceterna.

Såsom en sammanfattning av förhållandena i sistnämnda försök (sand med humusextrakt) kan framhållas följande.

Samma svampar, som i humusförsöken ej kunnat påvisas skada plantorna, uppträda här delvis rent parasitiskt. I synnerhet är detta påfallande beträffande det svartbruna mycelet av *M. R. atrovirens*-typ.

De egentliga mykorrhizorna ha konstituerats endast med en viss svårighet. Ehuru infektionsmaterialet varit av samma beskaffenhet som i motsvarande humusförsök, ha under vegetationsperiodens början endast pseudomykorrhizor kommit till utbildning. Dessa torde som nämnts ha bildats framför allt av triviala marksvampar och av mycel av *M. R. atrovirens*-typ.

De i pseudomykorrhizornas yttre celler understundom förekommande bakterierna torde närmast böra betraktas som saprofyter. Av allt att döma ha nämligen värdcellerna varit döda redan innan bakterierna inträngt.

Mykorrhizorna C synas — i jämförelse med mykorrhizorna i motsvarande humusförsök — ha en tämligen kort livslängd. I november voro nämligen de av intercellulärt nätverk omgivna barkcellerna delvis döda hos de tidigast bildade mykorrhizorna och inuti de döda cellerna förekommo delvis rätt talrikt tunna hyfer. Hos de nybildade mykorrhizorna av typ C kunde däremot ej iakttagas någonting, som tydde på att jämvikten i symbiosen här skulle vara rubbad.

De i försöket mest påfallande dragen beträffande svamparnas förhållande till rötterna kunna uttryckas sålunda:

- 1) Kraftig och för plantorna skadlig utveckling av vissa svampformer, särskilt av mycelet av *M. R. atrovirens*-typ.
- 2) Den skadliga inverkan av det sistnämnda mycelet synes till en viss grad motverkas av de egentliga mykorrhizasvamparna.
- 3) Försvårad mykorrhizabildning.

4) Åtminstone mykorrhizorna av typ C ha en tämligen kort varaktighet.

## II. Humus från äldre trögväxande granskog å Roklidens försöksfält, Fagerheden (humusprov III).

### 1. Plantorna i humusförsöken.

Kortrötterna voro vid första årets slut utbildade som:

- 1) Pseudomykorrhizor utan (A) eller med (B) börjande intercellulärt nätverk,
- 2) mykorrhizor av typerna A, B, C och D.

Frekvensen av de olika typerna är underkastad tämligen stora växlingar, såsom framgår av tabell 2.

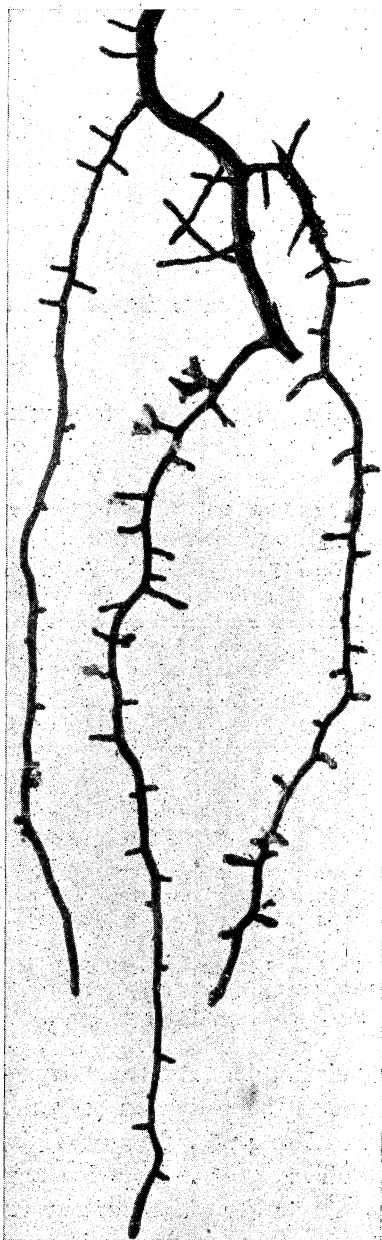
Tabell 2. Kortrötternas utbildning hos analyserade ettåriga tallplantor i försöken med humus från äldre trögväxande granskog å Roklidens försöksfält.

Die Ausbildung der Kurzurzeln bei analysierten einjährigen Kiefernpflanzen in Versuchen mit Humus aus altem flechtenbehangenen Fichtenwald, Versuchsfeld Rokliden, Fagerheden.

F ö r s ö k	N:r	Längder mm Länge der Langurzeln	Mykor- rhiza A		Mykor- rhiza B		Mykor- rhiza C		Mykor- rhiza D		Pseudo- mykor- rhiza	
			an- tal	%	an- tal	%	an- tal	%	an- tal	%	an- tal	%
a. Humus + dest. vatten .....	1	278	1	1	9	6,5	5	3,5	24	17	99	72
	2	308	22	18	38	32	1	1	6	5	53	44
b. Humus + extrakt .....	3	322	4	3	13	9	7	5	53	37	65	46
	4	339	22	14	18	11,5	4	3	21	13,5	90	58
	5	628	59	20	3	1	0	0	68	23	162	56
c. Extrakt .....	6	895	0	0	25	6	1	< 0,5	0	0	389	94
	7	436	0	0	10	4	19	7	0	0	230	89
	8	—	0	0	0	0	31	8	7	2	365	90

I stort sett äro pseudomykorrhizorna dominerande. Av två analyserade plantor från a-försöken (humus och vatten) hade den en (1) 72 % pseudomykorrhizor, den andra (2) däremot endast 44 %. Hos två andra plantor uppskattades pseudomykorrhizorna till c:a 70 %. Hos den analyserade plantan n:r 1 förekommo mera talrikt än hos planta n:r 2 svarta mykorrhizor (typ D), hos den senare däremot typerna A och B mera talrikt än hos den förra.

Hos tre analyserade plantor från b-försöken äro 46—58 % av kortrötterna pseudomykorrhizor. Med hänsyn till de övriga typerna förefinnas tämligen stora växlingar. Så hade planta 5 tämligen talrikt (20 %),



planta 3 däremot mycket sparsamt (3 %) mykorrhizor av typ A. Planta 3 hade 37 % mykorrhizor av typ D, planta 4 däremot endast 13,5 %. I fig. 7 är avbildad övre delen av rotsystemet hos planta 1 från a-försöket (humus och vatten). Pseudomykorrhizor äro här dominerande, på den mellersta rotgrenen finner man dessutom enstaka mykorrhizor av typ C (överst) och under dessa enstaka mykorrhizor av typ D, vilka makroskopiskt ej med säkerhet kunna skiljas från pseudomykorrhizorna. I fig. 8 är avbildad övre delen av rotsystemet hos planta 5 från b-försöket (humus och extrakt). Pseudomykorrhizor och mykorrhizor av typ A förekomma här blandade med varandra.

Pseudomykorrhizorna ha makroskopiskt det utseende, som förut beskrivits. De äro vanligen enkla, endast i enstaka fall gaffelformigt grenade. Oftast äro de omkring 0,2 mm tjocka. Färgen är mörkbrun. På ytan observeras dels bruna, 2—3  $\mu$  tjocka hyfer av *M. R. atrovirens*-typ, dels hyalina, c:a 3  $\mu$  tjocka hyfer. De förra synas i allmänhet vara dominerande. Vanligast är A-typen. Intracellulärt finnas talrika oregelbundet slingrande hyfer i barken, såväl i dess yttre delar som i endodermis. Vanligen äro de hyalina och jämnt tjocka (2—4  $\mu$ ), ofta dock pärlbandslikt ansvällda (6  $\mu$ ). Dessutom förekomma bruna, tjockväggiga hyfer (ca. 3  $\mu$ ). Barkcellernas kärnor äro i regel degenererade.

Understundom observeras antydning till det hartigska nätverket mellan enstaka barkceller. De intercellulära hyferna äro van-

Fig. 7. Övre delen av rotsystemet hos ettårig tallplanta från a-försöket med humusform

III. Huvudsakligen pseudomykorrhizor, den mellersta sidoroten upptill med enstaka C-mykorrhizor, under dessa en grupp D-mykorrhizor. — 4  $\times$  1.

Der obere Teil des Wurzelsystems einer einjährigen Kiefernpflanze vom a-Versuch mit Humusform III. Hauptsächlich Pseudomykorrhizen, die mittlere Seitenwurzel oben mit einzelnen C-Mykorrhizen, unter diesen eine Gruppe von D-Mykorrhizen. — 4  $\times$  1.

ligen hyalina och tunn-  
väggiga; i ett par ob-  
serverade fall voro de  
emellertid mer eller min-  
dre bruna och tämligen  
tjockväggiga.

Den mera fullständigt  
utbildade B-typen har  
uteslutande hyalint inter-  
cellulärt nätverk. Detta  
saknas så gott som alltid  
omkring de yttre bark-  
cellerna. Intracellulärt  
förekomma talrika hyfer  
som hos A-typen. Bark-  
cellerna äro tämligen  
små och sakna vanligen  
kärnor.

Mykorrhiza A. Den-  
na typ förekommer i stort  
sett tämligen sparsamt  
(tab. 2). Vackrast är  
den utbildad hos planta  
5. Den har i huvud-  
sak samma utseende och  
byggnad som i a- och  
b-försöken med humus  
från kalhygge. I allmän-  
het har dock den basala  
delen pseudomykorrhiza-  
struktur. Ofta finnas här  
förkrympta rothår. Ifråga-  
varande kortrötter äro  
vanligen enkla, c:a 1,5  
mm långa och 0,4 mm  
tjocka. I undantagsfall  
kunna de emellertid för-  
grenas mer eller mindre  
rikligt. Så hade exem-  
pelvis planta 5 en grupp  
rikt förgrenade mykor-  
rhizor av denna typ (fig.  
9). Färgen var gulaktig.

Hyfmanteln är mycket  
tunn (intill 10  $\mu$ ) eller  
saknas. Från ytan utstråla  
3—4  $\mu$  tjocka, hyalina  
hyfer utan schnallen. My-  
korrhizorna omspinnas

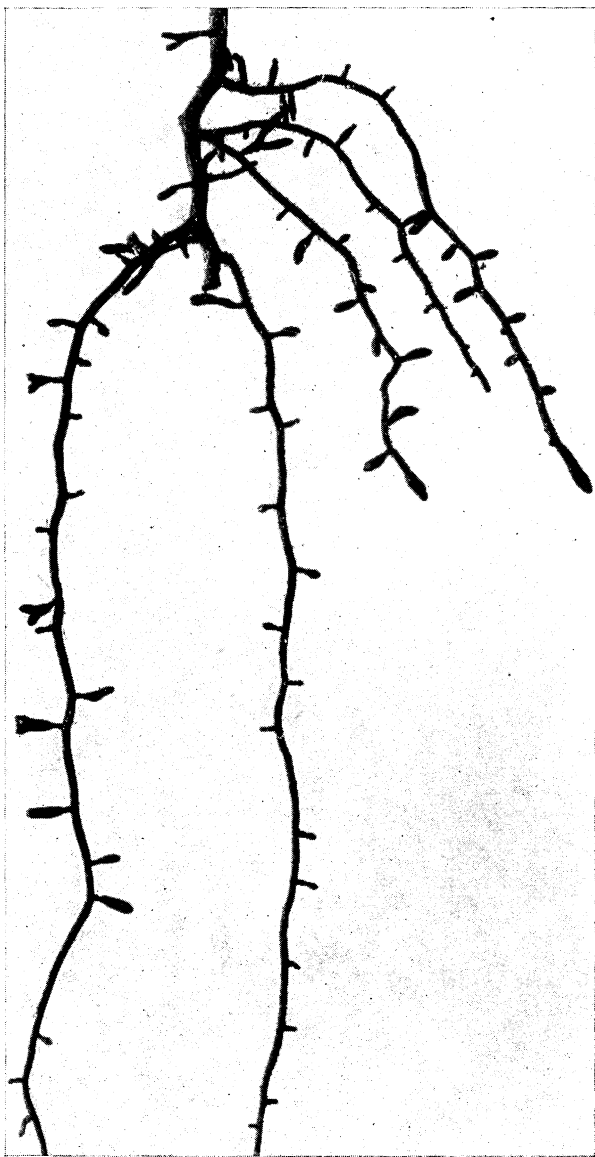


Fig. 8. Övre delen av rotsystemet hos ettårig tallplanta (tab. 2:5) från b-försöket med humusform III. Pseudo-  
mykorrhizor och klubbformade A-mykorrhizor blan-  
dade med varandra. — 4  $\times$  1.

Der obere Teil des Wurzelsystems einer einjährigen Kiefern-  
pflanze (Tabelle 2:5) vom b-Versuch mit Humusform III.  
Pseudomykorrhizen und keulenförmige A-Mykorrhizen mit  
einander vermischt. — 4  $\times$  1.

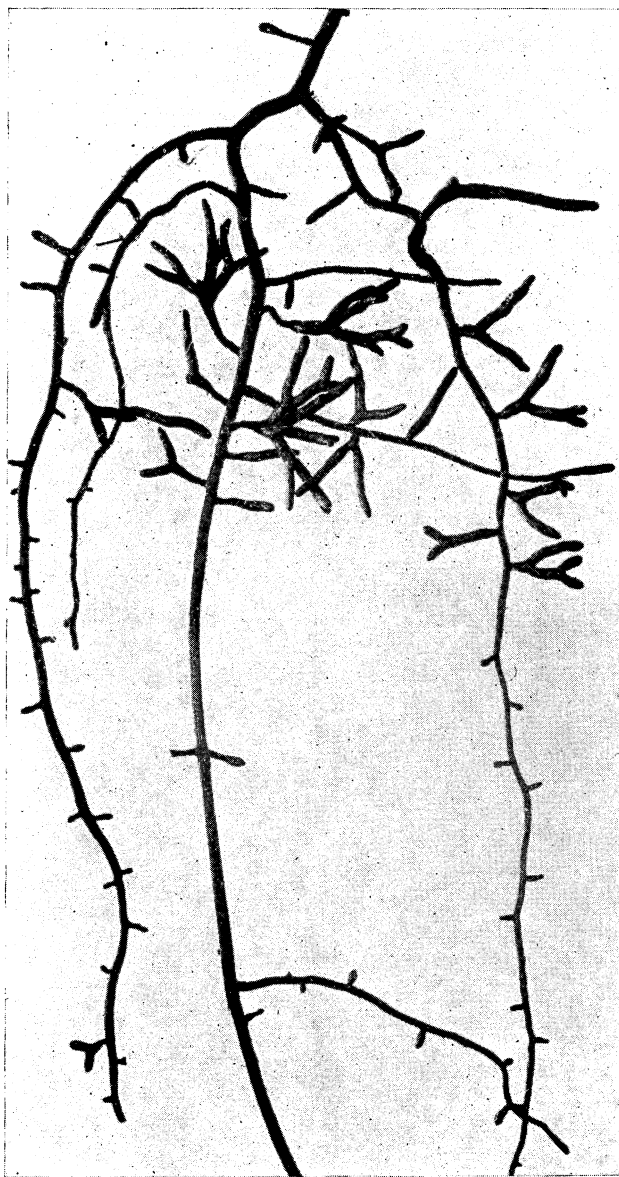


Fig. 9. Mellersta delen av rotsystemet hos samma tallplanta, som fig. 8 tillhör. Enkla och förgrenade A-mycorrhizor jämte korta pseudomycorrhizor. Nedtill till vänster en gaffelformad D-mycorrhiza. —  $4\times 1$ .

Der mittlere Teil des Wurzelsystems der selben Kiefernplanze wie in Abbildung 8. Einfache und verzweigte A-Mykorrhizen und kurze Pseudomycorrhizen. Links unten eine gabelförmige D-Mykorrhiza. —  $4\times 1$ .

dessutom av ett glest svartbrunt mycel av *M. R. atrovirens*-typ.

Ett  $3-4\ \mu$  tjockt hyalint intercellulärt nätverk är regelbundet utbildat i barken med undantag för endodermis. Det har tämligen stora kärnor (vanligen  $2\ \mu$  i diameter), som i regel förekomma två i varje cell. Intracellulära hyfer finnas endast i det yttre garvämnesskiktet. De äro hyalina och intill  $3\ \mu$  tjocka. Barkcellernas kärnor, som vid vegetationsperiodens slut ej visade tecken till degeneration, hade i yttre delen en genomskärning av  $13-15\ \mu$ , i den inre  $15-17\ \mu$ .

Mykorrhiza B är i regel mer eller mindre klubbformigt ansvalld i spetsen, som har en tjocklek intill  $0,4\ \text{mm}$  och är av gulbrun färg. Den mörkbruna pseudomycorrhizadelen, som är  $0,2-0,25\ \text{mm}$  tjock, har huvudsakligen intracellulära hyfer såsom i pseudomycorrhizan av typ A. Mykorrhizadelen saknar hyfmantel eller har en mycket tunn sådan av hyalina hyfer. På ytan observeras bland hyalina hyfer ofta enstaka hyfer af *M. R. atrovirens*-typ. Det hartigska nätverket är enskiktat,  $2-3\ \mu$  tjockt. Intracellu-

lära hyfer saknas i de utvuxna barkcellerna, med undantag för det yttre garvämnesskiktet, där enstaka haustoriehyfer finnas.

Mykorrhiza C. Typen är i stort sett densamma som i c-försöket med humus från kalhygge. Mykorrhizorna, som sitta på ett längre eller kortare pseudo-mykorrhizaskäft, äro som yngre till färgen vitaktiga, som äldre svartbruna. Hyfmanteln är intill  $70\ \mu$  tjock och består av stora (intill  $17\ \mu$  tjocka), hyalina celler. Det hartigska nätverket kan sporadiskt i yttre delen nå en tjocklek av  $12-15\ \mu$ , men är i regel omkring  $4\ \mu$  tjockt. Dessa mykorrhizor ha — liksom i ovan nämnda c-försök — en jämförelsevis kort varaktighet. I slutet av vegetationsperioden ha de äldre delvis döda barkceller, som äro mer eller mindre utfyllda av svartbruna exkretionsprodukter. Intracellulärt finnas då talrika c:a  $4\ \mu$  tjocka, hyalina och bruna hyfer. Även i endodermis förekomma starkt ansvällda (intill  $8\ \mu$  tjocka) hyfer, som understundom nästan utfylla cellerna. Dessutom kunna talrika hyfer påträffas i centralcylinderns parenkymceller.

Mykorrhiza D. Enkel eller gaffelgrenad. Än har endast spetsen, än större delen av kortroten mykorrhizastruktur. I övrigt kunna rätt stora växlingar med hänsyn till byggnaden förekomma, vilket bäst belyses med följande exempel.

Exempel 1. Enkel. Nedre hälften saknar hyfmantel. På ytan synas dels tjockväggiga, bruna,  $4-5\ \mu$  tjocka hyfer, dels hyalina, tunnväggiga sådana, c:a  $3\ \mu$  tjocka. Ett  $3-5,5\ \mu$  intercellulärt nätverk finnes här utbildat i större delen av barken. Dess celler äro hyalina, tunnväggiga och tvåkärniga (kärnor  $2\ \mu$  i diameter). Barkcellerna ha levande kärnor (c:a  $13\ \mu$  i diameter). Intracellulära hyfer saknas i barkcellerna, med undantag för de yttre garvämnessrika, där såväl hyalina haustoriehyfer ( $2-3\ \mu$ ) som bruna  $4-5\ \mu$  hyfer förekomma. Övre hälften har en c:a  $20\ \mu$  tjock hyfmanfel av bruna, tjockväggiga, intill  $7,5\ \mu$  tjocka celler. Manteln har den karakteristiskt strålförmiga typen (fig. 10). Dess celler äro enkärniga. Det hartigska nätverket har samma typ som i nedre hälften, med tvåkärniga celler. Från den svartbruna manteln kunna bruna hyfer kraftigt sekundärt intränga, huvudsakligen intracellulärt, men även intercellulärt, i den händelse det nyss nämnda hyalina nätverket ej sträckt sig omkring de yttersta cellerna. I sistnämnda fall kan bildas en ända till  $17\ \mu$  tjock, intercellulär vävnad av brunaktig färg (fig. 11 b). De intracellulära hyferna, som ha en tjocklek av omkring  $5\ \mu$ , lokalt ända till  $12\ \mu$ , kunna nästan helt och hållet utfylla de yttre cellerna, varvid cellkärnorna degenerera. Understundom bildas t. o. m. en brun pseudoparenkymatisk vävnad. Fig. 11 a visar en detalj från ett radialt längdsnitt genom denna mykorrhiza, där de yttre cellerna delvis äro nästan utfyllda av

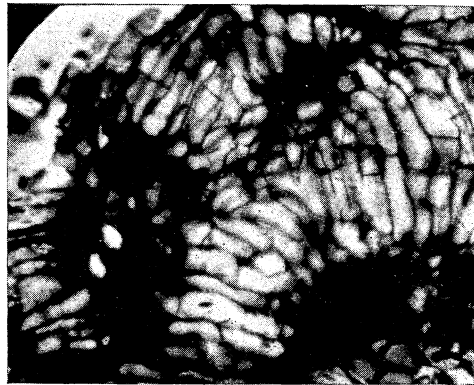


Fig. 10. Tangentialsnitt genom hyfmanteln från D-mykorrhiza, visande den karaktäristiska nätformiga stråligheten. Från a-försöket med humusform III. —  $450\times$ .

Tangentialschnitt durch den Hyphenmantel einer D-Mykorrhiza, die charakteristische netzenförmige Strahlung zeigend. Vom a-Versuch mit Humusform III. —  $450\times$ .



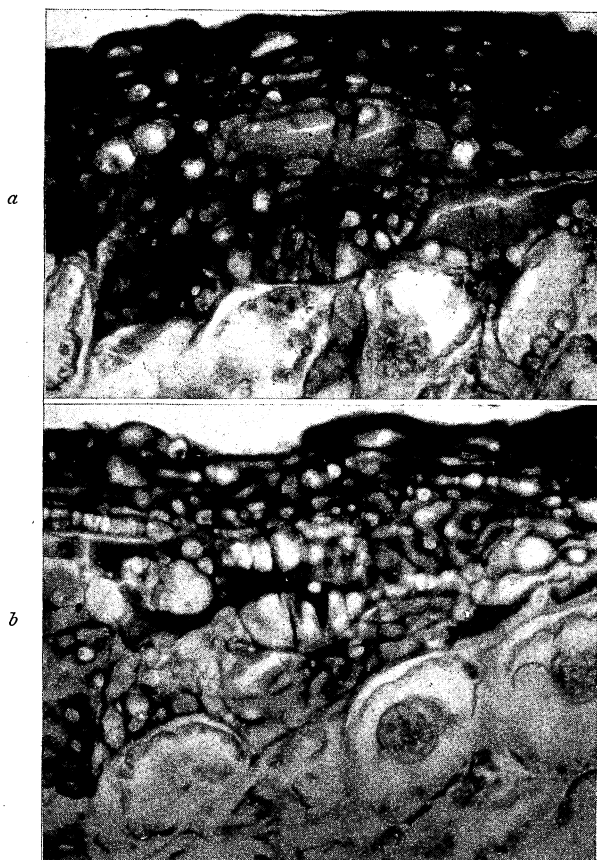


Fig. 11. Längdsnitt genom D-mycorrhiza från a-försöket med humusform III. *a* de yttre cellerna delvis nästan utfyllda av grova, bruna hyfer, men sakna ofta intercellulära hyfer; *b* såväl inter- som intracellulär infektion av grova, svartbruna hyfer i de yttre cellerna. — 750×1.

Längsschnitt durch D-Mykorrhiza vom a-Versuch mit Humusform III. *a* die äusseren Zellen teilweise fast ausgefüllt durch dicke, braune Hyphen, sie entbehren aber oft interzellulärer Hyphen; *b* sowohl inter- wie intrazelluläre Infektion durch dicke, schwarzbraune Hyphen in den äusseren Zellen. — 750×1.

lina som bruna hyfer. Övre delen har en c:a 15  $\mu$  tjock, svartbrun hyfmantel av ovan nämnd typ. Innanför denna finnes ofta ett tunt mantellager av hyalina celler. Det hartigska nätverket består av hyalina, jämntjocka enkärniga celler, 3–4  $\mu$  i genomskärning. Barkens cellkärnor äro levande. Intracellulärt förekomma hyfer endast i de yttre garvämnesrika barkcellerna.

Exempel 3. Enkel. Mykorrhizan har i huvudsak samma byggnad i övre och nedre delen. Hyfmantel saknas eller är mycket tunn (intill 10  $\mu$ ). I det senare fallet består den delvis av hyalina, tunnväggiga tvåkärniga celler (2–3  $\mu$ ),

grova, bruna hyfer. Omkring dessa celler finnes det hartigska nätverket ej utbildat. Fig. 11 *b* visar likaså en detalj från radiallyt längdsnitt, där emellertid de svartbruna hyferna inväxt såväl inter- som intracellulärt. De från manteln sekundärt invuxna hyferna ha endast en kärna i cellerna. Där det tvåkärniga hartigska nätet sträcker sig ut till manteln, saknas i stort sett intracellulär infektion. Cellkärnorna äro här levande (14–15  $\mu$  i diam.). Detta nätverk synes utgöra ett hinder för de svartbruna hyfernas inträngande. I endodermis observeras tunnväggiga, c:a 5  $\mu$  tjocka hyfer.

Exempel 2. Gaffelgrenad. Nedre delen utan mantel, omges av enstaka grova bruna hyfer. Omkring de inre barkcellerna (und. endodermis) finnes ett hyalint, jämntjockt intercellulärt nätverk (3–4  $\mu$ ) av enkärniga hyfceller (kärnorna 1,5  $\mu$  i diam.). De yttre cellskikten sakna det hartigska nätverket eller ha sådant av en annan typ än den nämnda. Dess hyfceller ha bruna och tjocka väggar, de fria ytorna äro avrundade (fig. 12). Tjockleken är intill 8  $\mu$ . Intracellulärt förekomma i de yttre cellerna såväl hya-

delvis av tjockväggiga, bruna, enkärniga celler (ca.  $4\ \mu$ ) med utstrålade  $2-3\ \mu$  tjocka hyfer. Den senare typen förekommer endast sporadiskt såsom mindre knutar, ofta lagrade på den hyalina manteln.

Det hartigska nätverket består av  $3-4\ \mu$  tjocka, tunnväggiga celler med pariga kärnor. Barkcellernas kärnor äro  $13-15\ \mu$  i diam. I det yttre garvämnesskiktet förefinnes en kraftig intracellulär infektion av grova hyfer. I barkens inre del saknas däremot intracellulära hyfer.

Exempel 4. Enkel. Den nedre delen har pseudomykorrhizastruktur. Barkcellerna äro tätt genomkorsade av intill  $6\ \mu$  tjocka, bruna och hyalina hyfer. Det hartigska nätverket saknas.

Övre delen har en mantel av svartbruna, intill  $7\ \mu$  tjocka celler. Det intercellulära nätverket är av den parkärniga typen. Intracellulära hyfer påträffas endast i de yttersta barkcellerna.

Med all sannolikhet ha ifrågavarande svarta mykorrhizor (typ D) bildats från mykorrhizor av typ A eller B, som saknat eller haft mycket tunn hyfmantel. Dessa ha blivit övervuxna av det svartbruna mycelet, som bildat en sekundär mantel, såsom förut beskrivits. Från denna ha hyfer inträngt intra- och intercellulärt i den yttre barken. Det är tydligt, att även här det förutvarande intercellulära nätverket till en viss grad lagt hinder i vägen för deras inträngande. De ha nämligen utvecklats kraftigast där sådant saknas. Man kan emellertid även iakttaga bruna, tjockväggiga hyfer växa in i det förutvarande hyalina nätverket, undanträngande detta.

Det bruna mycelet torde tillhöra åtminstone två olika arter. Dels äro nämligen hyferna tämligen grova ( $4-5\ \mu$ ) och bilda en hyfmantel med intill  $8\ \mu$  tjocka celler, än tämligen tunna ( $2-3\ \mu$ ) bildande en mantel med intill  $4\ \mu$  tjocka sådana. Båda slagen hyfer synas förhålla sig på samma sätt.

De av det svartbruna mycelet övervuxna mykorrhizorna skadas synbarligen, isynnerhet om infektionen blir kraftig. Detta tar sig uttryck bl. a. däri, att barkcellernas kärnor degenerera.



Fig. 12. Längdsnitt genom nedre delen av D-mykorrhiza från a-försöket med humusform III. De inre barkcellerna med normalt intercellulärt nätverk, de yttre cellerna sakna detta eller ha sådant av svartbruna hyfer (hyfcellerna i tvärsnitt mer eller mindre runda: upptill, vänster). —  $450\times$ .

Längsschnitt durch den unteren Teil einer D-Mykorrhiza vom a-Versuch mit Humusform III. Die inneren Rindenzellen mit normalem interzellularem Netzwerk, den äusseren Zellen fehlt dies oder sie haben ein Netzwerk von schwarzen Hyphen (die Hyphenzellen sind im Querschnitt mehr oder weniger rund: oben, links). —  $450\times$ .

Långrötterna. Rothåren ha en rätt växlande frekvens. Så förekommo de hos planta 5 tämligen talrikt, hos plantorna 1—4 däremot tämligen sparsamt. De äro mest koncentrerade till långrötternas basala delar.

I långrötterna påträffas hyfer olika rikligt. Där svarta mykorrhizor förekomma talrikt, äro långrötternas barkceller delvis nästan utfyllda av längsgående, huvudsakligen svartbruna, intill 4  $\mu$  tjocka hyfer, såsom fig. 19 visar. Även intercellulärt förekomma sådana, utan att dock bilda det typiska hartigska nätverket. Ifrågavarande långrötter synas vid svag förstoring svartstrimmiga i längdriktningen. Tillsammans med de svartbruna hyferna förekomma ofta såväl intra- som intercellulärt hyalina sådana, c:a 2  $\mu$  tjocka. Där svarta mykorrhizor förekomma enstaka eller saknas, påträffas hyfer i allmänhet mera sparsamt. Man finner enstaka både bruna och hyalina eller endast sådana av den senare typen. Sporadiskt finnes antydning till hyalint intercellulärt nätverk.

Långrötternas spetsar kunna understundom vara utbildade som mykorrhizor av typ A eller D, varvid spetsarna antaga en gulaktig eller svart färg.

## 2. Plantorna i sand, bevattnade med humusextrakt.

Kortrötterna äro huvudsakligen utbildade som pseudomykorrhizor. Hos tre analyserade plantor utgjorde dessa 89—94 % av samtliga kortrötter (tab. 2). Mykorrhizor av typ A saknades hos alla plantorna, sådana av typ B hos planta 8 samt typ D hos plantorna 6 och 7.

I fig. 13 har avbildats övre delen av rotsystemet hos en analyserad planta (tab 2:7). Kortrötterna äro till största delen pseudomykorrhizor. I övre delen finnas dessutom enstaka enkla eller förgrenade mykorrhizor C.

Pseudomykorrhizorna äro vanligen enkla, endast i enstaka fall gaffelgrenade. De tillhöra till övervägande delen A-typen. I barkcellerna förekomma talrika hyfer, dels tämligen tunna och jämntjocka, dels grova och pärlbandslikt insnörda. Oftast äro de yttre barkcellerna utfyllda av bakterier, som färgas kraftigt av anilinblått, såsom i c-försöket med humus från kalhygge. Såväl de bakteriefyllda som de övriga, garvämnesrika barkcellerna sakna kärnor. Pseudomykorrhizorna av B-typen kunna mikroskopiskt ej skiljas från de nämnda. Än förekommer det intercellulära nätverket sporadiskt, än mera regelbundet omkring de inre barkcellerna. Intracellulärt i barkcellerna finnas talrika, c:a 2  $\mu$  tjocka hyfer, även i de av nätverket omgivna.

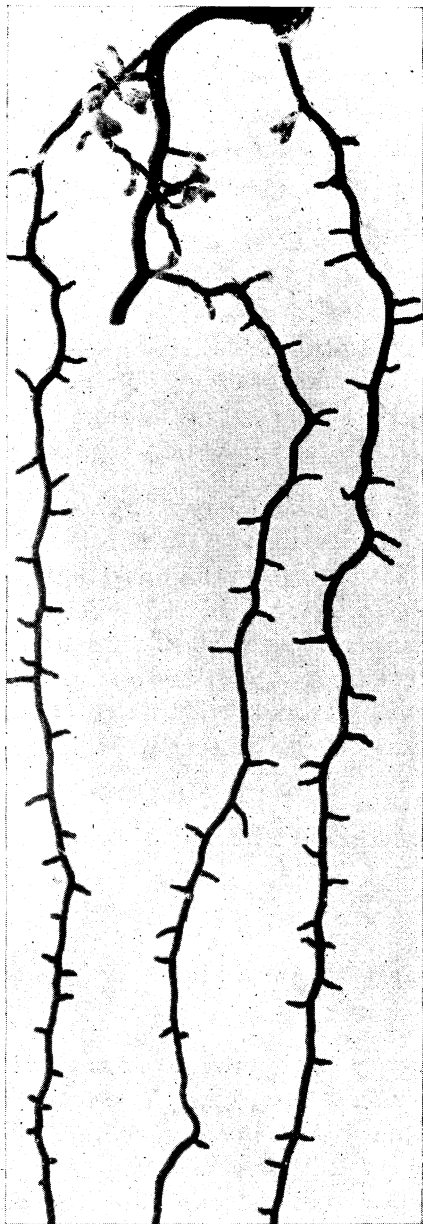
Mykorrhizorna B ha i huvudsak samma byggnad som i a- och b-försöken. Den som mykorrhiza utbildade spetsen är dock mindre kraftigt ansvalld än i dessa. I pseudomykorrhizadelen finnas ofta talrika tjocka, pärlbandslikt insnörda hyfer. På kortrötternas yta observeras dels hyalina, dels svartbruna hyfer av *M. R. atrovirens*-typ.

De svarta mykorrhizorna (typ D) äro enkla och tunna. De kunna mikroskopiskt ej säkert skiljas från pseudomykorrhizorna. De överensstämma till sin byggnad närmast med den i exempel 4, humusförsöken, beskrivna.

Mykorrhizorna C ha samma byggnad som i humusförsöken. Deras livslängd är mycket kort.

Långrötterna ha i stort sett tämligen sparsamt rothår. Infektionen av hyfer synes i stort sett vara mindre kraftig än i motsvarande humusförsök. I regel förekomma enstaka bruna och hyalina hyfer i barkcellerna, endast i undantagsfall äro de förra mycket talrika.

Ej sällan ha långrötternas spetsar avstannat sin verksamhet och dött, varvid en omedelbart ovanför spetsen sittande sidorot utväxt i moderrotens ställe.



Svamparnas natur. Av pseudomykorrhizorna torde typen A till väsentlig del ha konstituerats av hyfer av *M. R. atrovirens*-typ; typen B däremot både av dessa och av arter med hyalina hyfer. Huruvida hymenomyceter deltagit i bildandet av det intercellulära nätverket, kan ej med säkerhet avgöras genom denna undersökning. Sannolikt torde dock detta vara fallet.

A-mykorrhizorna och mykorrhizadelen i mykorrhizatyp B torde ha bildats av hymenomyceter. Visserligen ha schnallen ej observerats på de utstrålande hyferna, men parkärnigheten i det intercellulära nätverket tyder på att så har varit fallet. C-mykorrhizorna ha uppkommit däri-genom att *Boletus*-hyfer utlöst mykorrhizabildning i pseudomykorrhizornas spets. Det är intressant att konstatera, att typerna B och C understundom kunna vara kombinerade på samma kortrot. Man kan nämligen finna gaffelformigt förgrenade kort-

Fig. 13. Övre delen av rotsystemet hos ett-årig tallplanta från c-försöket med humusform III. Huvudsakligen pseudomykorrhizor, i övre delen dessutom enstaka enkla och svagt förgrenade mykorrhizor av typ C. —  $4\times$ .

Der obere Teil des Wurzelsystems einer einjährigen Kiefernpflanze vom c-Versuch mit Humusform III. Hauptsächlich Pseudomykorrhizen, im oberen Teil dazu einzelne einfache und schwach verzweigte Mykorrhizen vom Typus C. —  $4\times$ .

rötter, som ha den basala delen utbildad som pseudomykorrhiza, den ena gaffelgrenen som mykorrhiza B, den andra slutligen som mykorrhiza C. Det fallet kan även inträffa, att den ena gaffelgrenen bibehållit pseudomykorrhizatypen, under det den andra utbildats som mykorrhiza B eller C (jfr fig. 1:5).

D-mykorrhizorna synas, åtminstone i de flesta fall, ha uppkommit på förut beskrivet sätt. Huruvida det svartbruna mycelet ensamt kan konstituera mykorrhiza har ej med säkerhet kunnat fastställas.

Sammanfattande kan beträffande svamparnas förhållande till rötterna i a- och b-försöken med humusform III sägas:

1. Mykorrhizor av typ A bildas med stor svårighet. Endast i undantagsfall har en mykorrhizabildning kommit till stånd omedelbart efter kortrotens framträngande. Vanligen ha först pseudomykorrhizor bildats, och i dessas spetsar har senare mykorrhizabildning utlösts. A-mykorrhizorna förekomma ofta gruppvis, vilket var särskilt påfallande hos planta 5 (fig. 9).

2. Ett svartbrunt mycel av *M. R. atrovirens*-typ spelar ofta en framträdande roll. Sannolikt tillhör detta åtminstone två skilda arter. Dess hyfer bidraga å ena sidan vid konstituerandet av pseudomykorrhizorna, å andra sidan bilda de en sekundär mantel omkring mykorrhizorna av typ A och B. Dessutom utvecklas de kraftigt i långrötterna, vars barkceller under stundom kunna utfyllas av desamma. Otvivelaktigt ha rötterna i försöken skadats genom detta mycel, isynnerhet då infektionen varit kraftig.

3. Mykorrhizorna av typ C ha en relativt kort livslängd.

Beträffande c-försöket kan sägas:

1. A-mykorrhizorna konstitueras med ännu större svårighet än i a- och b-försöken.

2. Mycelet av *M. R. atrovirens*-typ har i stort sett angripit plantorna mindre kraftigt än i a- och b-försöken. Visserligen torde pseudomykorrhizorna liksom i de senare försöken till väsentlig del vara konstituerade av desamma. D-mykorrhizorna äro emellertid sällsynta eller saknas, och infektionen av långrötterna genom *M. R. atrovirens*-likt mycel är i stort sett mindre kraftig än i a- och b-försöken.

### III. Humus från föryngringsgrupp under äldre träd i tallheden vid Fagerheden (humusprov II).

#### 1. Plantorna i humusförsöken.

Kortrötterna voro vid första årets slut utbildade som:

- 1) Pseudomykorrhizor utan (A) eller med (B) börjande intercellulärt nätverk.
- 2) mykorrhizor av typerna A, B, C och D.

Huru kortrötterna fördela sig på de olika typerna hos fyra analyserade plantor framgår av tab. 3.

Tabell 3. Kortrötternas utbildning hos analyserade ettåriga tallplantor i försöken med humus från föryngringsgrupp under tall i tallheden vid Fagerheden.

Die Ausbildung der Kurzurzeln einjähriger Kiefernpflanzen im Versuch mit Humus aus der Kiefernheide, Unter einer Verjüngungsgruppe gesammelt.

F ö r s ö k	Nr	Långrötter- nas längd mm	Mykor- rhiza A		Mykor- rhiza B		Mykor- rhiza C		Mykor- rhiza D		Pseudomy- korrhiza	
			antal	%	antal	%	antal	%	antal	%	antal	%
a. Humus + dest. vatten .....	1	460	1	<1	29	9	3	1	94	29	200	61
	2	175	0	0	8	5	1	1	36	21	123	73
b. Humus + ex- trakt .....	3	340	21	10	32	16	1	<1	33	16	114	57
	4	315	8	0	26	15	3	2	47	27	88	51
c. Extrakt .....	5	602	0	5	10	3	17	4	0	0	383	93
	6	506	1	<1	19	7	10	4	0	0	247	89

Någon väsentlig skillnad mellan a- och b-försöken med hänsyn till rötternas utbildning har ej kunnat iakttagas. Hos de fyra analyserade plantorna utgjorde pseudomykorrhizorna 51—73 %, hos fyra andra plantor uppskattades deras frekvens till 60 à 70 %. Med hänsyn till de övriga typerna förefinnas rätt stora variationer. Mykorrhizorna A och C äro i allmänhet sparsamt företrädade, hos planta 3 erhöilo emellertid de förra en frekvens av 10 %. Frekvensen av mykorrhizatyp B växlar mellan 5 % och 16 %, den av typ D mellan 16 % och 29 % hos analyserade plantor.

I fig. 14 visas detaljer av rotsystemet hos en analyserad planta från a-försöket (tab. 3:1): *a* är översta delen av huvudroten med två siderötter av första ordningen, *b* mellersta delen med två sidorötter, *c* nedre delen av huvudroten. Den vänstra sidoroten i *a* har längst upp fyra mykorrhizor av typ B, i övrigt endast pseudomykorrhizor, den högra sidoroten har längst upp en rikt förgrenad mykorrhiza C och under denna huvudsakligen pseudomykorrhizor jämte enstaka mykorrhizor D. I *b* ha båda sidorötterna huvudsakligen pseudomykorrhizor, av vilka några äro gaffelformigt grenade, dessutom inströdda enstaka mykorrhizor av typ D. Den nedre delen av huvudroten (*c*) har uteslutande mykorrhizor av typ D.

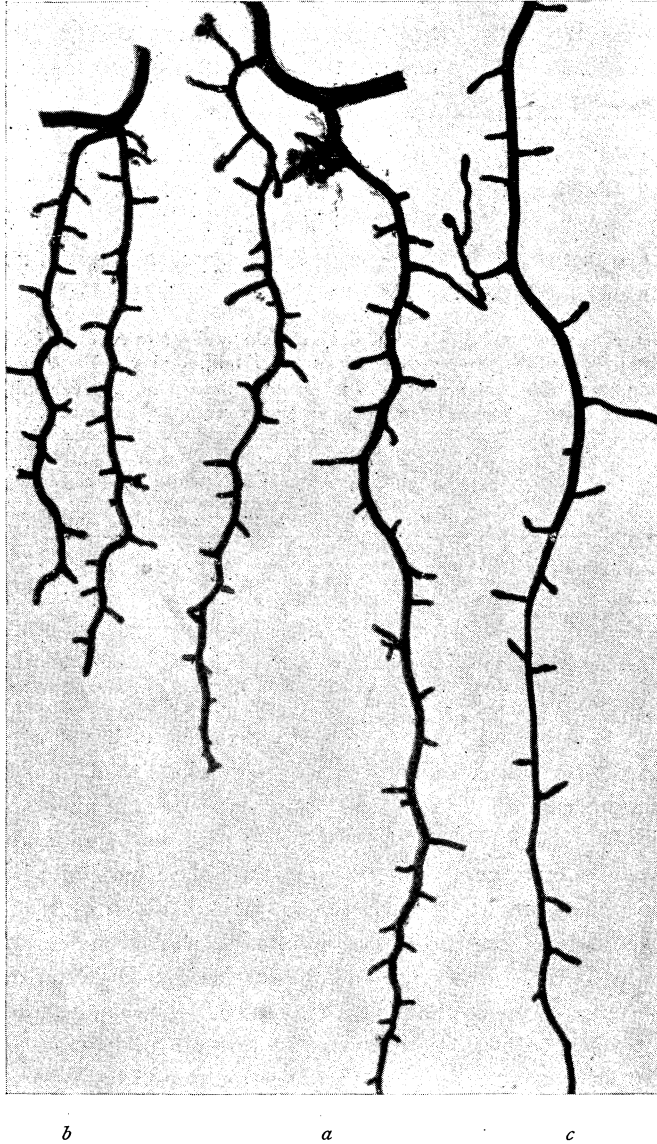


Fig. 14. Detaljer från rotsystemet hos ettårig tallplanta från a-försöket med humusform II. *a* övre delen av huvudroten med två sidorötter: den vänstra har upptill 4 mykorrhizor av typ B, den högra upptill en C-mykorrhiza, i övrigt huvudsakligen pseudomykorrhizor; *b* mellersta delen av huvudroten med två sidorötter, som huvudsakligen bära pseudomykorrhizor; *c* huvudrotens nedre del med uteslutande mykorrhizor av typ D. —  $4 \times 1$ .

Details vom Wurzelsystem einer einjährigen Kiefernpflanze vom a-Versuch mit Humusform II. *a* der obere Teil der Hauptwurzel mit zwei Seitenwurzeln: die linke oben 4 Mykorrhizen vom Typus B, die rechte oben eine C-Mykorrhiza, im übrigen hauptsächlich Pseudomykorrhizen; *b* der mittlere Teil der Hauptwurzel mit zwei Seitenwurzeln, die hauptsächlich Pseudomykorrhizen tragen; *c* der untere Teil der Hauptwurzel ausschliesslich mit Mykorrhizen vom Typus D. —  $4 \times 1$ .

I fig. 15 och 16 visas partier av rotsystemet hos en analyserad planta från b-försöket (tab. 3:3). I fig. 15 äro avbildade de övre sidorötterna med vidsittande del av huvudroten:

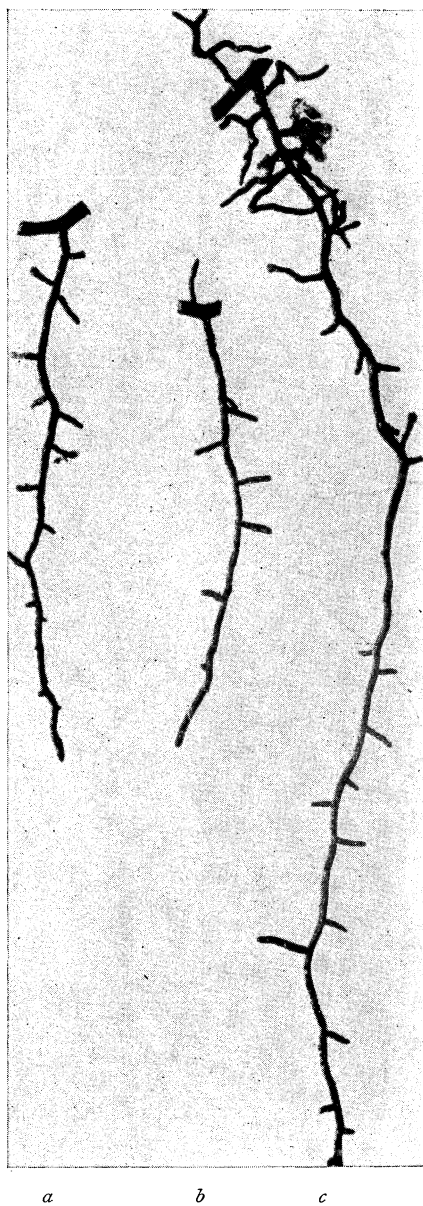
*a* har upptill mykorrhizor av typ B, nedtill pseudomykorrhizor, *b* uteslutande mykorrhizor av typ D, *c* har huvudsakligen enkla och gaffelgrenade pseudomykorrhizor (upptill även en förgrenad mykorrhiza C). I fig. 16 äro avbildade mellersta och nedre delen av huvudroten: i *a* har sidoroten till vänster mykorrhizor av typ B, under det huvudroten huvudsakligen har sådana av typ D (upptill en gaffelgrenad pseudomykorrhiza), i *b* har huvudroten huvudsakligen enkla förgrenade mykorrhizor av typ A (upptill två pseudomykorrhizor), sidoroten till höger har uteslutande pseudomykorrhizor.

Av pseudomykorrhizorna är än A-, än B-typen dominerande. Av analyserade plantor att döma är den förra förhärskande hos de svagaste individen, den senare hos de kraftigaste.

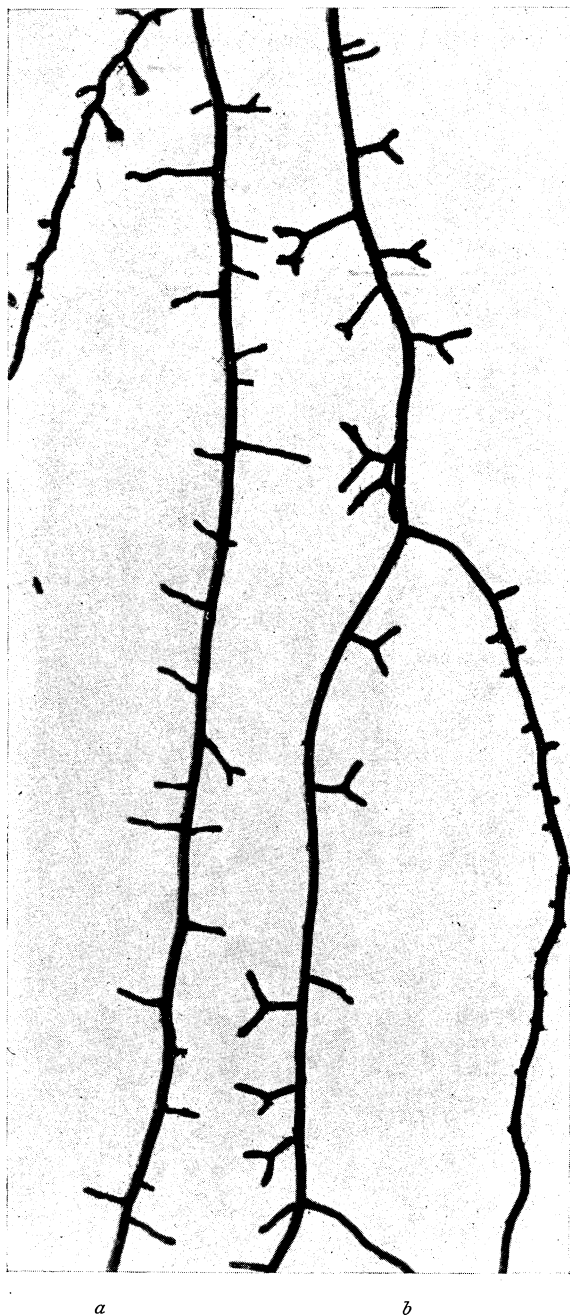
Pseudomykorrhiza A. Vanligen enkel, omkring 1 mm lång (i enstaka fall 2—3 mm) och 0,2—0,25 mm tjock, ofta något avsmalnande mot spetsen (fig. 1: 8—9). I barkcellerna, vilkas kärnor vanligen äro degenererade, förekomma intill 4  $\mu$  tjocka hyfer. Pseudomykorrhizorna omspinnas understundom av ett glest, svartbrunt mycel av *M. R. atrovirens*-typ.

Fig. 15. Tre övre sidorötter av ettårig tall-planta från b-försöket med humusform II med vidsittande delar av huvudroten. *a* upptill mykorrhizor av typ B, nedtill pseudomykorrhizor; *b* med mykorrhizor av typ D; *c* upptill med en C-mykorrhiza, i övrigt pseudomykorrhizor. — 4  $\times$  1.

Drei obere Seitenwurzeln einer einjährigen Kiefernpflanze vom b-Versuch mit Humusform II mit daranhaftenden Teilen der Hauptwurzel. *a* oben Mykorrhizen vom Typus B, unten Pseudomykorrhizen; *b* mit Mykorrhizen vom Typus D; *c* oben mit einer C-Mykorrhiza, im übrigen Pseudomykorrhizen. — 4  $\times$  1.







Mittlerer (a) und unterer (b) Teil der Hauptwurzel (mit Seitenwurzeln) derselben Kiefernpflanze wie in Abbildung 15. a die Hauptwurzel, hauptsächlich mit Mykorrhizen vom Typus D, die Seitenwurzel links mit Mykorrhizen B; b die Hauptwurzel hauptsächlich mit einfachen und verzweigten A-Mykorrhizen, die Seitenwurzel recht mit Pseudomykorrhizen. — 4×1.

Ej sällan finner man sporadiskt antydan till intercellulärt nätverk i den apikala delen, isynnerhet omkring de inre barkcellerna. Härigenom övergår A-typen utan gräns i B-typen, från vilken den ej med säkerhet kan skiljas utan mikroskopisk undersökning.

**Pseudomykorrhiza B.** Vanligen enkel, understundom dock enkelt till dubbelt gaffelgrenad. Gafflarna kunna i undantagsfall nå en längd av 4—5 mm (fig. 15 c, upptill), men äro vanligen omkring 1 mm långa (fig. 16 a, upptill). Tjockleken växlar mellan 0,2 och 0,3 mm. Färgen är mörkbrun. Den basala delen har samma struktur som A-typen. Den övriga delen kan karakteriseras på följande sätt.

Hyfmantel saknas helt och hållet. På ytan förekomma glest hyfer, delvis

Fig. 16. Mellersta (a) och nedre (b) delarna av huvudroten (med sidorötter) hos samma tallplanta, som fig. 15 tillhör. a huvudroten huvudsakligen med mykorrhizor av typ D, sidoroten till vänster med mykorrhizor B; b huvudroten huvudsakligen med enkla och förgrenade A-mykorrhizor, sidoroten till höger med pseudomykorrhizor.

— 4×1.

svartbruna ( $2-3 \mu$ ) av *M. R. atrovirens*-typ, delvis hyalina, utan schnallen (c:a  $2 \mu$ ). Ett intercellulärt nätverk är utbildat endast omkring de inre barkcellerna (und. endodermis). I det yttersta cellskiktet saknas det helt och hållet, i det omedelbart utanför endodermis är det däremot tämligen regelbundet utbildat. Det har här växlande tjocklek. I en del kortrötter är det omkring  $2 \mu$  tjockt, i andra  $4-6 \mu$ . Lokalt kan det nå en betydande måktighet, ända till  $20 \mu$ , i vilket fall det uppbygges av två eller flera skikt hyfceller. I fig. 17 visas en detalj från ett längdsnitt, där det hartigska nätverket på gränsen mot endodermis är ända till  $15 \mu$  tjockt (mellan x—x). Cellkärnorna i det hartigska nätverket äro mycket små ( $1 \mu$  i genomskärning) och förekomma endast en i varje cell. Omedelbart under spetsen saknas ofta det hartigska nätverket helt och hållet.

Intracellulärt förekomma talrikt oregelbundet slingrande hyfer, ungefär såsom i pseudomykorrhizan av typ A. Talrikast finnas de i den yttre barken, men påträffas även konstant i de av det intercellulära nätverket omgivna cellerna liksom i endodermis. De visa aldrig tecken till fragmentering. Vanligen äro de tunnväggiga, hyalina och  $2-4 \mu$  tjocka. I de yttre cellerna finnas dessutom understundom tjockväggiga bruna hyfer av samma grovleksordning. I ett par fall har en direkt förbindelse mellan dessa och de på ytan förekommande bruna hyferna kunnat påvisas.

Inuti meristemcellerna — åtminstone de yttre — ha även påträffats talrika hyfer.

I de yttre barkcellerna, som äro utfyllda med garvämnesvakuoler, saknas vanligen cellkärnor. Om de finnas, äro de degenererade. I det senare fallet äro de mer eller mindre tillplattade och antaga vid färgning med orseillinaniloblått en rödaktig färg, utan framträdande inre struktur. I det inre, av det intercellulära nätverket omgivna cellskiktet, finnas delvis levande cellkärnor av normal storlek (intill  $19 \mu$  i diameter), delvis degenererade sådana.

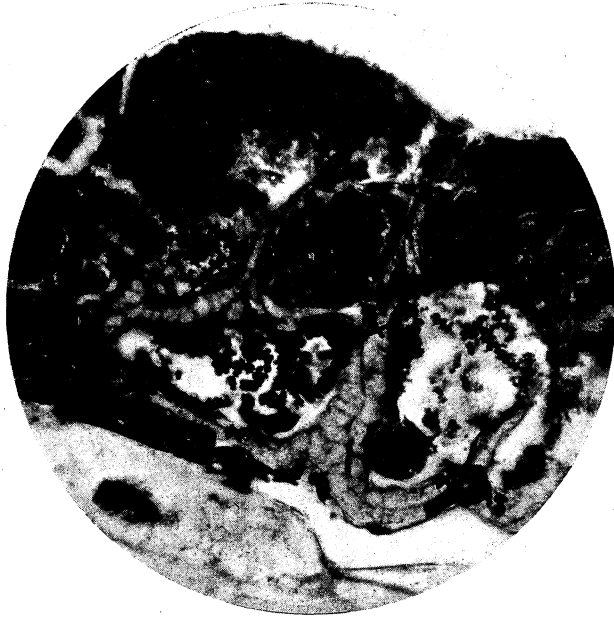


Fig. 17. Detalj av längdsnitt genom pseudomykorrhiza av typ B. De yttre cellskikten utan intercellulärt nätverk, vilket däremot är kraftigt utbildat på gränsen mot endodermis (framför allt mellan x x). —  $450 \times 1$ .

Detail von Längsschnitt durch eine Pseudomykorrhiza vom Typus B. Die äusseren Zellschichten ohne interzelluläres Netzwerk, welches dagegen an der Grenze gegen die Endodermis kräftig ausgebildet ist (vor allem zwischen x x). —  $450 \times 1$ .

Som ovan nämndes finnes en jämn övergång mellan B- och A-typerna. Understundom kan den senare typen konstituera större delen av kortroten och det intercellulära nätverket förekomma endast i den apikala delen. I andra fall förekommer det senare sporadiskt i mellersta eller nedre delarna. Den i fig. 15 *c* (huvudroten upptill) avbildade gaffeln var bildad omväxlande av typ A och B. Den basala delen hade typisk pseudomykorrhizastruktur, gaffelgrenarna av första ordningen voro av typ B, de uppåt riktade grenarna av andra ordningen däremot av typ A.

Pseudomykorrhizorna synas ha en tämligen kort livslängd. Vid slutet av första vegetationsperioden påträffades sådana, som till synes äro helt och hållet döda. I dessa fall voro såväl barkcellerna som centralcylinderns parenkymceller tätt genomvuxna av intill  $4\ \mu$  tjocka hyfer.

Mykorrhiza A. Maximalt 3 mm lång och vanligen  $0,3-0,4$  mm tjock. Färgen är gulbrun. Ofta sitta de i grupper: i fig. 16 *b* sitta exempelvis efter varandra 14 enkla och förgrenade mykorrhizor av här äsyftade typ.

Från mykorrhizornas yta utstråla dels hyalina hyfer med schnallen, dels svartbruna hyfer av *M. R. atrovirens*-typ. Hyfmantel saknas i regel, understundom kan emellertid förekomma en tunn sådan (intill  $15\ \mu$ ) av  $3-4\ \mu$  tjocka, hyalina, ofta luckert hopfältade hyfer.

Det hartigska nätverket är regelbundet och likformigt utbildat omkring barkcellerna (med undantag för endodermis). Det är enskiktat och  $3-4\ \mu$  tjockt. På gränsen mot endodermis kan det saknas. Dess cellkärnor ha växlande storlek hos skilda mykorrhizor, från 1 till  $2\ \mu$  i diameter.

I de utvuxna barkcellerna — även i de inre — förekomma ofta sekundärt invuxna hyalina hyfer, i regel  $1-2\ \mu$  tjocka. Isynnerhet är detta fallet i mykorrhizornas äldre delar. I endodermis saknas hyfer. Det yttre garvämnesskiktet har dessutom grövre intracellulärt förekommande haustoriehyfer.

Barkcellernas kärnor äro i allmänhet levande. I undantagsfall har dock iakttagits även degenererade sådana.

De ifrågavarande kortrötternas nedersta del kan understundom vara utbildad som pseudomykorrhiza av beskriven typ.

Angående dessa mykorrhizors livslängd kan ingenting med bestämdhet sägas. Det förhållandet, att i en del barkceller degenerade kärnor påträffats vid vegetationsperiodens slut, tyder på att livslängden i varje fall är kortare än hos mykorrhiza A i a- och b-försöken med humus från kalhygge.

Mykorrhiza B. Denna har i huvudsak samma utseende och byggnad som motsvarande typ i a- och b-försöken med humusform III. Större delen av kortrötterna uppbyggas av pseudomykorrhiza, spetsen har närmast strukturen av mykorrhiza A. De äro vanligen enkla och av samma längd som pseudomykorrhizorna. Mykorrhizaspetsen, som är mer eller mindre klubbformigt ansvälld, har en tjocklek intill  $0,4$  mm, under det kortroten i övrigt är  $0,2-0,3$  mm tjock. I fig. 15 *a* (upptill) och 16 *a* (sidoroeten, vänster) äro kortrötter av denna typ avbildade.

Mykorrhiza C. Denna har samma utseende och byggnad som beskrivits från försöken med humus III. De äro dels enkla, dels gaffelgrenade. De äldre ha en mer eller mindre svartbrun färg, de yngre däremot ha en vitaktig—gräddgul färg.

Liksom i nyss nämnda försök är livslängden jämförelsevis kort. I de äldre, starkt gaffelgrenade voro vid vegetationsperiodens slut barkcellerna döda och

innehöllo stora, svartbruna, hopkittade exkretionsprodukter av odefinierad art. Cellkärnorna voro degenererade och intracellulärt förekommo tämligen talrikt 4—7  $\mu$  tjocka hyfer. I centralcylindern observerades däremot ej hyfer. Dess parenkymceller voro ännu levande och innehöllo rikligt stärkelse.

Mykorrhiza D. Är i huvudsak utbildad som motsvarande typ i a- och b-försöken med humus från oväxtlig granskog. Än har endast spetsen (a), än större delen av kortroten (b) mykorrhizastruktur.

a. Längden är vanligen omkring 1 mm. Mykorrhizapartiet är i regel obetydligt tjockare än pseudomykorrhizadelen.

Från den senare utstråla huvudsakligen svartbruna, 2—3  $\mu$  tjocka hyfer av *M. R. atrovirens*-typ, dessutom dock enstaka hyalina, schnallenförsedda sådana. Hyfmanteln består i regel av två skikt, nämligen ett yttre (10—15  $\mu$  tjockt), av bruna, tjockväggiga celler och ett tunnare inre (omkr. 5  $\mu$ ), av hyalina, tunnväggiga celler. I spetsen av kortrötterna är emellertid hyfmanteln ej sällan uteslutande av den senare hyalina typen, i vilken understundom enstaka svartbruna hyfer slingra sig. På mantelytan synas här enstaka svartbruna hyfer av *M. R. atrovirens*-typ förlöpa. Det hartigska nätverket är utbildat såsom hos typ B. Intracellulära hyfer saknas i de av nätverket omgivna cellerna, med undantag av yttre garvämnesskiktet, där de finnas enstaka.

Barkens cellkärnor äro levande och kromatinrika, degenererade ha ej observerats.

Övergångsformer mellan sist beskrivna typ och mykorrhizatyp B förekomma, där den ljusa manteln helt dominerar och där endast sporadiskt mycelanhopningar av svartbruna hyfer kunna observeras.

b. Omkring 0,4 mm tjock, vanligen enkel, understundom dock gaffelgrenad. Endast den basala delen har pseudomykorrhizakarakter.

Från mykorrhizadelen utstråla talrikt svartbruna, 2—3  $\mu$  tjocka hyfer. Däremot ha ej hyalina hyfer observerats. Hyfmanteln är genomgående av den svartbruna typen, bestående av 2—4  $\mu$  tjocka celler. Det hartigska nätverket, som även här finnes utbildat kring alla barkceller med undantag av endoder-



Fig. 18. Längdsnitt genom D-mykorrhiza från a-försöket med humusform II. a innanför det svartbruna, föga differentierade hyfmanteln är det hartigska nätverket mycket tjockt (mellan  $\times \times$ ); b de yttre cellerna innanför hyfmanteln delvis utfyllda med ett svartbrunt pseudoparenkym av hyfer. — 450  $\times$  1.

Längsschnitt durch D-Mykorrhiza vom a-Versuch mit Humusform II. a innerhalb des schwarzbraunen, wenig differenzierten Hyphenmantels ist das Hartig'sche Netzwerk sehr dick (zwischen  $\times \times$ ); b die äusseren Zellen innerhalb des Hyphenmantels teilweise durch ein schwarzbraunes Pseudoparenchym von Hyphen ausgefüllt. — 450  $\times$  1.

mis, är i regel enskiktat, c:a  $3\ \mu$  tjockt, understundom dock tvåskiktat och c:a  $6\ \mu$  tjockt. I den yttre delen kan det lokalt få en mäktighet av  $20\ \mu$ , i vilket fall det alltid är enskiktat (fig. 18 a, mellan  $\times \times$ ). I allmänhet äro dess celler hyalina, men kunna i den yttre delen antaga en brunaktig skiftning. De äro enkärniga med tämligen stora kärnor ( $1,5\ \mu$  i genomskärning).

I det yttre garvämnesskiktet förekommer ofta en riklig anhopning av bruna hyfer, som understundom kunna helt och hållet utfylla cellerna och bilda en sklerotieartad vävnad (fig. 18 b). I övigt finnas ej intracellulära hyfer i de av nätverket omgivna cellerna. Ej heller i endodermis ha hyfer observerats.

Barkcellernas kärnor voro vid vegetationsperiodens slut delvis levande — de inre  $15-17 \times 17-19\ \mu$ , de yttre  $13 \times 14\ \mu$  — delvis dock degenererade. I det senare fallet syntes de på fixerat och med orseillein-anilinblått färgat

material såsom rödaktiga, odifferentierade klumpar i cellernas inre del. Sida vid sida om varandra observerades celler med levande och degenererade kärnor.

Långrötterna ha mycket sparsamt utbildade rothår. Dessa förekomma endast i de äldsta partierna, vilket tyder på att de bildats i början av vegetationsperioden. De äro vanligen mer eller mindre förkrympta.

I stort sett förefinnes en kraftig infektion i långrötterna — såväl huvudrötter som sidorötter — huvudsakligen av svartbruna, tjockväggiga hyfer, men även av hyalina. Där de svarta mykorrhizorna före-



Fig. 19. Detalj av tangentialsnitt från kraftigt infekterad långrot från a-försöket med humusform II. I de yttre barkcellerna ytterst talrikt längsgående, bruna hyfer, i endodermis grova, pärlbandslikt insnörda hyfer. —  $450 \times 1$ .

Detail von Tangentialschnitt durch eine stark infizierte Langwurzel vom a-Versuch mit Humusform II. In den äusseren Rindenzellen sehr zahlreiche, nach der Längsrichtung laufende, braune Hyphen, in der Endodermis dicke, perlenschnurähnlich eingeschnürte Hyphen. —  $450 \times 1$ .

komma talrikt, äro långrötternas yttre barkceller nästan utfyllda av längsgående, jämntjocka ( $2-3\ \mu$ ) svartbruna hyfer (fig. 19) och synas på grund härav redan vid en okulär granskning svarta. Härifrån angripes även endodermis, i vars celler man finner ansvälda, ända till  $10\ \mu$  tjocka, ofta pärlbandslikt insnörda, hyalina hyfer (fig. 19). Dessutom påträffas i barkcellerna ofta talrika längsgående hyalina hyfer, som äro jämntjocka ( $3\ \mu$ ). I sådana fall, då långrötterna äro kraftigt infekterade på nämnt sätt, finner man ofta i centralcylinderns yttre, stärkelserika parenkymceller degenererade kärnor.

De delar av långrötterna, som ej bära svarta mykorrhizor, äro i regel mindre kraftigt infekterade. Dock finnas även här vanligen tämligen talrikt hyfer — huvudsakligen av den bruna typen — som genomkorsa cellerna i rötternas längdriktning.

I enstaka fall finnes antydning till intercellulärt nätverk, som delvis har brun färg, vilket synes visa att det — åtminstone delvis — konstituerats av de bruna hyferna. Där infektionen av svartbruna hyfer är kraftigast, saknas detta nätverk helt och hållet.

Understundom kan långrötternas spets utbildas till mykorrhiza av typ A eller D.

## 2. Plantorna i sand, vattnade med humus-extrakt.

Av de i humusförsöken förekommande typerna äro i allmänhet endast pseudomykorrhizor och mykorrhizor B och C utbildade, mykorrhizor av typ A och D ha däremot blott i undantagsfall observerats. Vanligast äro pseudomykorrhizorna, som hos två analyserade plantor konstituerat c:a 90 % av kortrötterna.

Huru de olika typerna fördela sig hos två analyserade plantor, framgår av tab. 3: 5, 6.

I fig. 20 äro de två översta sidorötterna med vidsittande partier av huvudroten avbildade (planta 5). På sidoroten *a* synes upptill (4:e kortroten uppifrån) en kort, tämligen nybildad mykorrhiza C, på sidoroten *b* ungefär på mitten en äldre mera rikt förgrenad sådan. I övrigt finnas huvudsakligen pseudomykorrhizor.

Pseudomykorrhizorna ha samma byggnad som i humusförsöken. Vid en mikroskopisk analys visade sig A-typen vara den vanligaste. Den är i de flesta fall enkel, understundom dock gaffelgrenad. Än förekomma i barkcellerna jämförelsevis glest tunna, hyalina hyfer, än mera rikligt tjocka, vanligen pärlbandslikt insnörda sådana. Ibland finner man i senare fallet barkcellerna nästan utfyllda. Det förra slaget pseudomykorrhizor äro glest omspunna huvudsakligen av hyalina hyfer, det senare slaget däremot mest av svartbruna, 2—3  $\mu$  tjocka myceltrådar. Vi finna en fullständig motsvarighet till förhållandena i c-försöket med humus från kalhygge. Barkens cellkärnor äro i regel degenererade.

Mellan A- och B-typerna finnas alla övergångsstadier. Ej sällan finner man endast sporadiskt ett 2—3  $\mu$  tjockt nätverk i barkens inre del, ofta endast

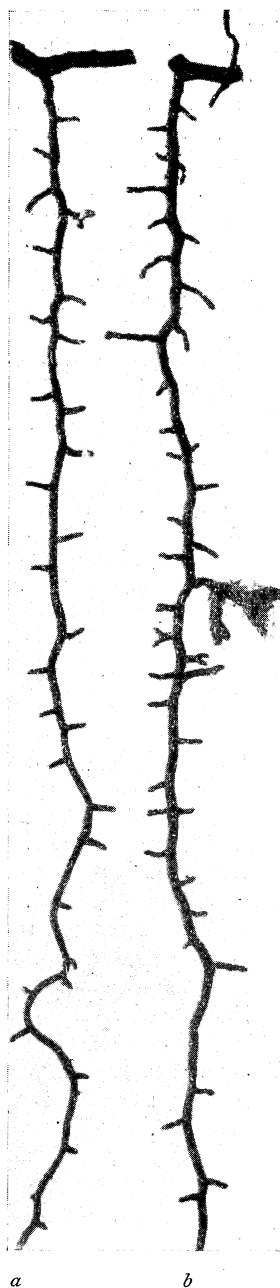


Fig. 20. Två övre sidorötter av första ordningen hos ettårig tallplanta från c-försöket med humusform II. Huvudsakligen pseudomykorrhizor, *a* dessutom upptill en gaffelgrenad, tämligen nybildad, *b* på mitten en äldre C-mykorrhiza.

Zwei obere Seitenwurzeln erster Ordnung einer einjährigen Kiefernpflanze vom c-Versuch mit Humusform II. Hauptsächlich Pseudomykorrhizen, *a* dazu oben eine gabelförmig verzweigte, ziemlich neu gebildete, *b* an der Mitte eine ältere C-Mykorrhiza.

omedelbart under kortrötternas spets. Den mera fullständigt utbildade B-typen har liksom i humusförsöken mestadels en kraftig intracellulär infektion, i synnerhet i de yttre barkcellerna, där cellkärnorna i regel äro degenererade. I de basala partierna finnas även i de inre barkcellerna endast intracellulära hyfer. Pseudomykorrhizorna av B-typ synas alltid omspinnas av svartbruna hyfer, dessutom observerar man emellertid på ytan vanligen enstaka hyalina sådana.

Pseudomykorrhizorna övergå även utan bestämd gräns i mykorrhizor av typ B. De senare ha i regel mykorrhizadelen mindre skarpt markerad än i motsvarande humusförsök. Endast i undantagsfall nå de en tjocklek av 0,4 mm. Vanligen saknas hyfmantel. Det intercellulära nätverket är däremot regelbundet utbildat omkring alla barkcellerna med undantag för endodermis. Från ytan kunna än övervägande hyalina (vanligen utan schnallen), än övervägande svartbruna hyfer av *M. R. atrovirens*-typ utstråla. Barkcellernas kärnor ha ej visat tecken till degeneration vid vegetationsperiodens slut.

Mykorrhizorna C äro byggda som i humusförsöken. Ifrågavarande kortrötters basala delar ha sålunda pseudomykorrhizastruktur med uteslutande intracellulär infektion. Man finner dels sådana pseudomykorrhizor, i vars spetsar *Boletus*-hyferna nyss inträngt och bildat nätverk omkring enstaka yttre barkceller, dels rikt förgrenade mykorrhizor av den typ som avbildats i fig. 20 b. Barkcellernas kärnor äro i de yngre mykorrhizorna kromatinrika och av normalt utseende, i de äldre däremot, som vanligen ha en mer eller mindre svartbrun färg, äro de degenererade. Ifrågavarande mykorrhizors livslängd synes sålunda liksom i motsvarande humusförsök vara jämförelsevis kort.

Hos de analyserade plantorna har endast i ett fall observerats en kortrot, som helt och hållet varit ombildad till mykorrhiza av typ A. Denna saknade hyfmantel eller hade en mycket, tunn sådan, bestående av hyalinahyfer. Barkcellernas kärnor visade ej tecken till degeneration.

Långrötterna voro i stort sett rikare försedda med rothår än i motsvarande humusförsök. En del kortare sidorötter hade t. o. m. talrika sådana. I regel observerades endast enstaka hyalina hyfer intracellulärt i barkcellerna, i en del rötter funnos emellertid dessutom ytterst talrikt svartbruna långsgående hyfer, såsom beskrivits från humusförsöken.

Ej sällan ha långrötterna avstannat sin tillväxt och spetsarna dött. En sidorot av näst högre ordning har i dessa fall utbildats som ersättningsrot. Anledningen till detta avdöende har ej kunnat utrönas. Det fanns emellertid ingenting, som direkt tydde på att det skulle stå i direkt samband med svampinfektionen.

Svamparna och deras förhållande i rötterna. Rörande svamparnas natur i humusform II kan genom den gjorda undersökningen sägas ungefär detsamma som beträffande humusform III. Pseudomykorrhizorna ha otvivelaktigt konstituerats av flera arter, dels av hyfer av *M. R. atrovirens*-typ, dels av arter med hyalina hyfer. Det är emellertid därmed ej avgjort, att arterna äro desamma i de båda försöken. Vad det svartbruna mycelet av *M. R. atrovirens*-typ beträffar, har en-

dast en typ iakttagits — i motsats till förhållandet i humusform III — som är karakteriserad av tämligen smala, 2—3  $\mu$  tjocka hyfer. Det är emellertid ej därför uteslutet, att det tillhör flera arter.

A-mykorrhizorna uppbyggas — åtminstone till väsentlig del — av schnallenförenade hymenomyceter.

D-mykorrhizorna synas av allt att döma ha bildats på samma sätt som i humusform III.

Beträffande svamparnas förhållande till rötterna har ingen väsentlig skillnad kunnat påvisas mellan plantorna i humusform II och III.

#### IV. Humus från öppna svårföryngrade partier i tallheden vid Fagerheden (humusprov I).

##### 1. Plantorna i humusförsöken.

Samma typer av kortrötter förekomma som i motsvarande försök med humus från föryngringsgrupp under äldre träd i tallheden (humusprov II). Såsom framgår av tab. 4, äro pseudomykorrhizorna starkt dominerande.

Tabell 4. Kortrötternas utbildning hos analyserade ettåriga tallplantor i försöken med humus från öppna, svårföryngrade partier i tallheden vid Fagerheden.

Die Ausbildung der Kurzwurzeln einjähriger Kiefernplanzen im Versuch mit Humus aus verjüngungslosen Teilen der Kiefernheide.

F ö r s ö k	Nr	Långrötternas längd mm	Mykorrhiza A		Mykorrhiza B		Mykorrhiza C		Mykorrhiza D		Pseudomykorrhiza	
			antal	%	antal	%	antal	%	antal	%	antal	%
a. Humus + vatten ...	1	457	15	5	41	15	2	1	0	0	212	79
	2	411	0	0	10	4	12	5	0	0	227	91
b. Humus + extrakt ...	3	639	3	1	31	8	1	<1	6	2	336	89
	4	426	8	3,5	32	13,5	12	5	3	1	184	77
	5	561	82	31	13	5	2	1	1	<1	165	63
c. Extrakt.....	6	497	0	0	0	0	7	2	0	0	337	98
	7	303	0	0	0	0	16	9	0	0	164	91

Av fem analyserade plantor finna vi den lägsta frekvensen, 63 % av samtliga kortrötter, hos planta 5 i b-försöket, där ett tämligen stort antal kortrötter, nämligen 31 %, utbildats till mykorrhizor av typ A. Dessa voro hos alla övriga analyserade plantor sällsynta. Hos fyra andra plantor, två från resp. a- och b-försöken, uppskattades pseudomykorrhizorna till c:a 90 % av kortrötterna.



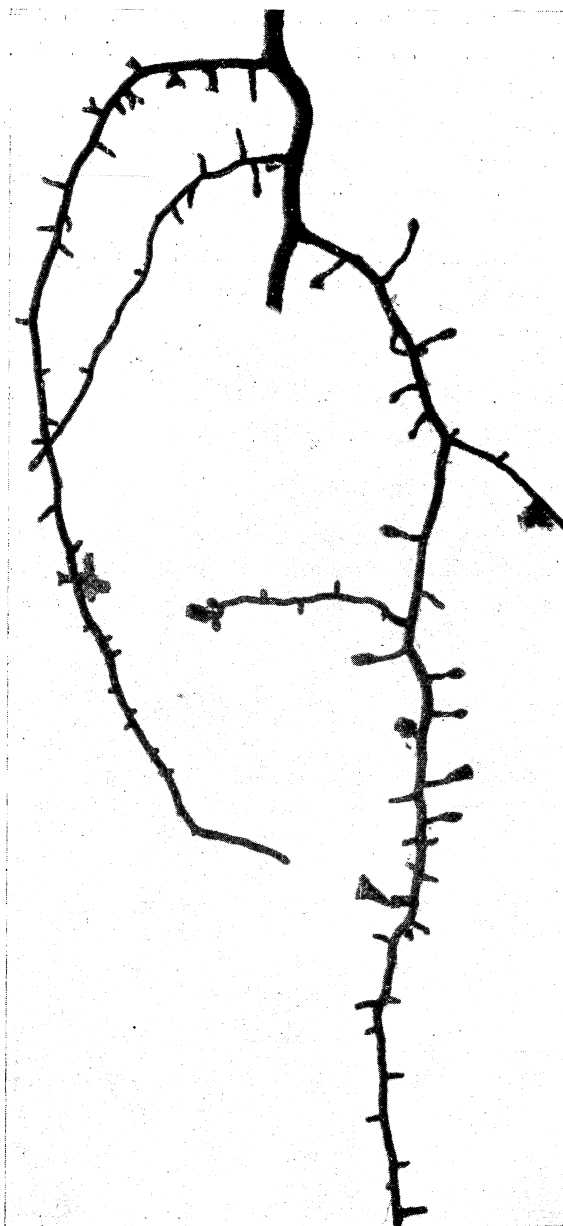


Fig. 21. Övre delen av rotsystemet hos ettårig tallplanta från a-försöket med humusform I. Huvudsakligen pseudomykorrhizor, till höger dessutom bl. a. mykorrhizor av typ B. —  $4 \times 1$ .  
Der obere Teil des Wurzelsystems einer einjährigen Kiefernpflanze vom a-Versuch mit Humusform I. Hauptsächlich Pseudomykorrhizen, rechts unter anderem dazu auch Mykorrhizen vom Typus B. —  $4 \times 1$ .

I fig. 21 är övre delen av rotsystemet hos planta 2 (a-försöket) avbildad. Rotgrenen till vänster har huvudsakligen pseudomykorrhizor, nedom mitten finnes dessutom en förgrenad mykorrhiza C; den mellersta sidoroten har likaså mest pseudomykorrhizor (överst en mykorrhiza B), den högra har övervägande klubbformiga mykorrhizor av typ B och pseudomykorrhizor, delvis blandade med varandra.

I fig. 22 och 23 visas detaljer av rotsystemet hos en analyserad typisk planta från b-försöket (tab. 4: 3). Kortrötterna äro till största delen pseudomykorrhizor, i fig. 23 finnes emellertid upptill en förgrenad mykorrhiza C och på huvudroten nedtill (höger) enstaka mykorrhizor av typ B.

Det ojämförligt största antalet pseudomykorrhizor — hos de undersökta plantorna 80—90 % — tillhör typ A. De ha i stort sett samma utseende och byggnad som i försöken med humusform II. De äro vanligen enkla, endast i undantagsfall gaffelformigt grenade med c:a 0,2 mm tjocka grenar (fig. 1: 10). De i fig. 22 och 23 avbildade gafflarna tillhöra

delvis denna typ. På ytan observeras såväl hyalina som svartbruna hyfer. Än äro de förra, än de senare dominerande. Intracellulärt i barkcellerna finnas tämligen talrikt hyalina, 1—3  $\mu$  tjocka hyfer. Barkcellerna sakna i regel kärnor.

Typen B, som utan gräns övergår i A, är delvis utbildad som i motsvarande försök med humusform II. Det hartigska nätverket är i detta fall koncentrerat till kortrötternas inre barkceller. I andra fall förekommer ett intercellulärt nätverk huvudsakligen kring de yttersta barkcellerna — vanligen sporadiskt — och kan då nå en tjocklek av 8  $\mu$ , understundom ända till 15  $\mu$ . Pseudomykorrhizastrukturen är i övrigt ej förändrad, barkcellerna äro fyllda med garvämnesvakuoler och sakna cellkärnor. Den intracellulära infektionen är riklig (1—4  $\mu$  tjocka, hyalina hyfer). Det torde vara olika svampar som förorsaka de olika typerna. I det förra fallet ha hyferna sannolikt från början levat intracellulärt, men av en eller annan anledning övergått att — åtminstone delvis — leva intercellulärt. I det senare fallet ha hyferna direkt utifrån inväxt mellan de yttre barkcellerna. Sannolikt på grund av det försvaga tillstånd, i vilket pseudomykorrhizans barkceller befinna sig, utvecklas nätverket mycket kraftigt. Av mycelelets utseende att döma tillhöra de utifrån inträngande hyferna *Boletus*-arter. Här för talar även det förhållandet, att man finner alla övergångsstadier mellan nämnda typ och

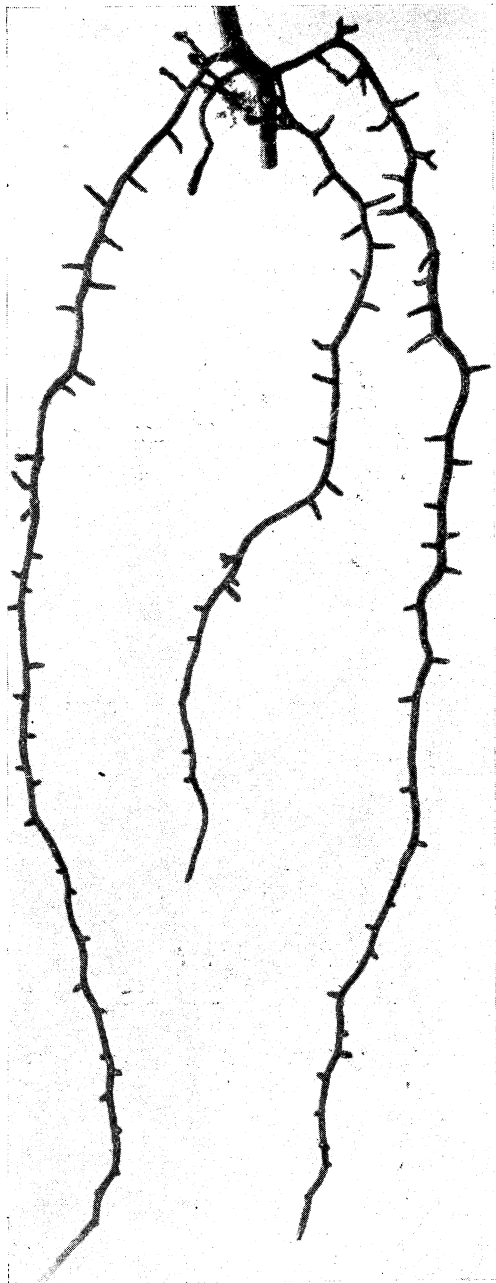


Fig. 22. Övre delen av rotsystemet hos ettårig tallplanta från b-försöket med humusform I. Huvudsakligen pseudomykorrhizor. — 4  $\times$  1.

Der obere Teil des Wurzelsystems einer einjährigen Kiefernpflanze vom b-Versuch mit Humusform I. Hauptsächlich Pseudomykorrhizen. — 4  $\times$  1.

den fullt utvecklade mykorrhizan C. Vilka arter hyferna i den förstnämnda typen tillhöra, kan däremot ej avgöras. Ifrågavarande pseudomykorrhizor omspinnas

såväl av hyalina (c:a 2—3  $\mu$  tjocka) som av svartbruna (c:a 2  $\mu$  tjocka) hyfer av *M. R. atrovirens*-typ. Den nedre delen av B-typen har alltid uteslutande intracellulära hyfer.

Mykorrhiza A. Denna är vackrast utbildad hos planta 5 (tab. 4) där 41 enkla och 41 enkelt eller dubbelt gaffelgrenade mykorrhizor av typ A iakttagos. Hos övriga undersökta plantor förekommo de endast enstaka eller saknades. I fig. 24 äro avbildade 3 sidorötter av första ordningen från planta 5. Av dessa har *a* uteslutande mykorrhizor av typ A (de övre delvis på korta pseudomykorrhizaskäft), *b* har nedtill mykorrhizor A, i övrigt huvudsakligen mykorrhizor B, *c* nedtill och upptill A-mykorrhizor, i övrigt pseudomykorrhizor.

Kortrötternas basala del har oftast (und. planta 5) pseudomykorrhizastruktur med en tjocklek av omkring 0,2 mm. I undantagsfall har pseudomykorrhizan förgrenats, innan mykorrhizastadiet uppkommit (fig. 1: 3, 24 *c*, nedersta gaffelmykorrhizan). Hos planta

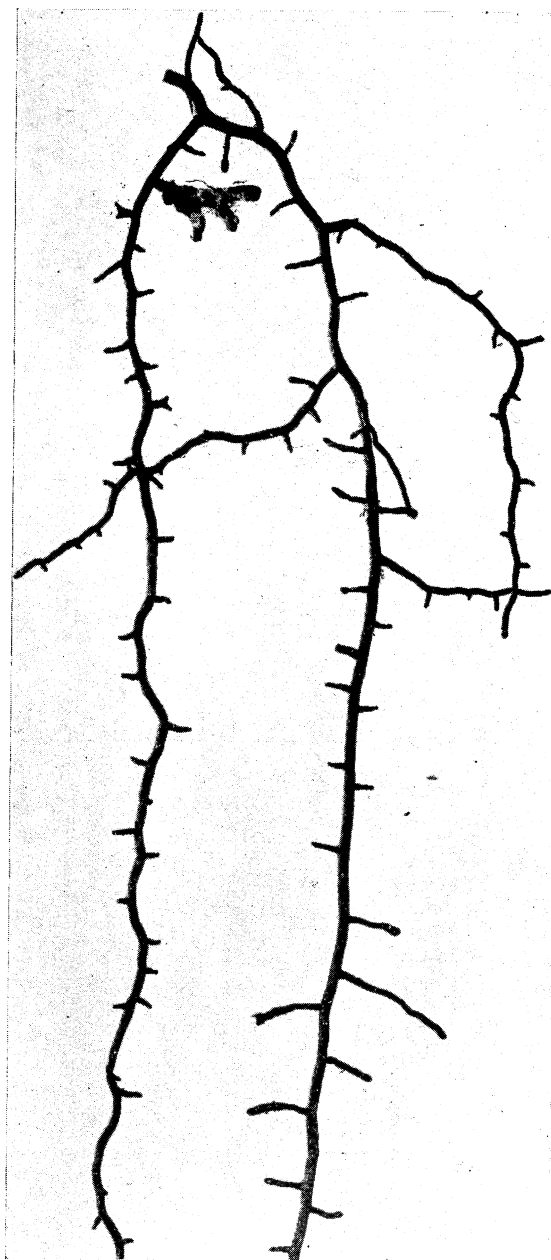


Fig. 23. Mellersta delen av rotsystemet hos samma planta, som fig. 22 tillhör. Huvudsakligen pseudomykorrhizor, dessutom upptill en förgrenad C-mykorrhiza samt nedtill (höger) enstaka mykorrhizor av typ B. — 4  $\times$  1.

Der mittlere Teil des Wurzelsystems derselben Pflanze wie in Abbildung 22. Hauptsächlich Pseudomykorrhizen, dazu oben eine verzweigte C-Mykorrhiza und unten (rechts) einzelne Mykorrhizen vom Typus B. — 4  $\times$  1.

5 äro vanligen kortrötterna helt och hållet utbildade till jämntjocka mykorrhizor, omkring 0,4 mm i genomskärning. Färgen var vid sammarens slut gulbrun.

Hyfmanteln är vanligen 10—15  $\mu$  tjock, bestående av omkring 3—4  $\mu$  tjocka celler; de utstrålande hyferna äro hyalina, omkring 3  $\mu$  tjocka, och utan schnallen. På ytan förekomma understundom enstaka svartbruna hyfer. Det intercellulära nätverket är regelbundet utbildat i barken (und. endodermis), 2—3  $\mu$  tjockt. Intracellulära hyfer saknas i de utvuxna barkcellerna med undantag för det yttre garvämnesskiktet, där haustoriehyfer finnas.

Barkcellerna ha kromatinrika, levande kärnor, även i de äldsta mykorrhizornas basala delar. Storleken är i de yttre barkcellerna c:a  $13 \times 13 \mu$ , i de inre c:a  $15 \times 15 \mu$ .

Mykorrhiza B. Mykorrhizadelen, som ofta är mer eller mindre klubbformigt ansvälld har vanligen en tunn mantel av hyalina, c:a 3  $\mu$  tjocka hyfer. På mantelns yta förekomma dessutom ofta svartbruna hyfer, 2—3  $\mu$  tjocka. Det intercellulära nätverket är jämntjockt och i regel 2—3  $\mu$ . I de utvuxna barkcellerna observeras ej hyfer, med undantag för det yttre garvämnesskiktet, där haustoriehyfer förekomma på beskrivet sätt. Barkcellernas kärnor äro kromatinrika och levande.

I pseudomykorrhizadelen finnas huvudsakligen intracellulära hyfer, i allmänhet 2—4  $\mu$ , understundom 1  $\mu$  tjocka. De garvämnesrika barkcellerna sakna i regel kärnor.

På gränsen mot pseudomykorrhizadelen är det hartigska nätverket ej sällan tämligen tjockt, intill 7,5  $\mu$ , och utbildat endast omkring de inre barkcellerna.

Mykorrhiza C. Har i stort sett samma utseende som i försöken med

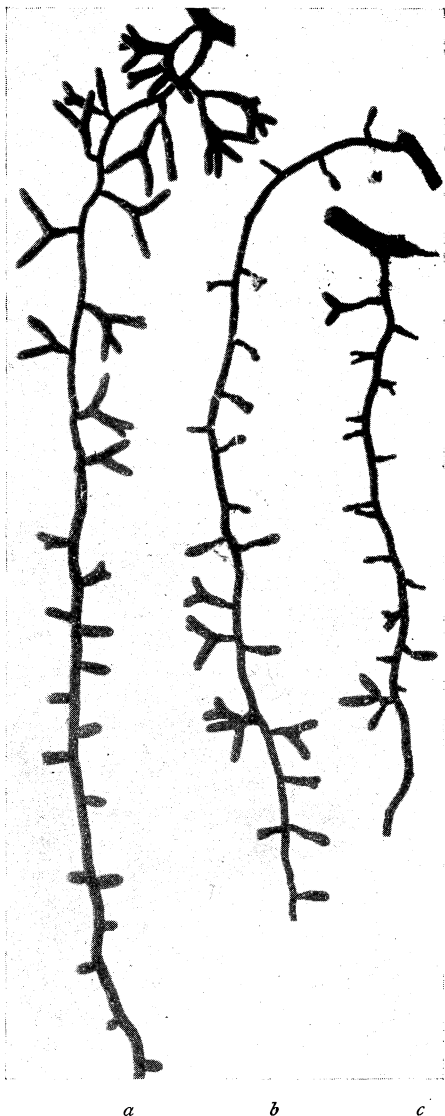


Fig. 24. Sidorötter av första ordningen hos planta 5 (tab. 4). *a* med uteslutande A-mykorrhizor; *b* nedtill A-mykorrhizor, upptill huvudsakligen mykorrhizor av typ B; *c* nedtill mykorrhizor av typ A, i övrigt pseudomykorrhizor. — 4  $\times$  1.

Seitenwurzeln erster Ordnung bei Pflanze 5 (Tabelle 4). *a* mit ausschliesslich A-Mykorrhizen; *b* unten A-Mykorrhizen, oben hauptsächlich Mykorrhizen vom Typus B; *c* unten Mykorrhizen vom Typus A, im übrigen Pseudomykorrhizen — 4  $\times$  1.

humusform II (fig. 23). De sitta vanligen ej i grupper utan förekomma inströdda bland pseudomykorrhizorna. Såsom yngre ha de vitaktig färg, såsom äldre bli de mer eller mindre svartbruna.

På gränsen till pseudomykorrhizadelen är det hartigska nätverket ej sällan mycket kraftigt, ända till  $19\ \mu$  tjockt. I övrigt är det vanligen  $3-4\ \mu$  tjockt.

I de yngre, enkla och förgrenade mykorrhizorna av typ C äro barkcellernas kärnor av normalt utseende och mycket kromatinrika, i de inre cellerna c:a  $15\ \mu$  i diameter. Intracellulärt förlöpande hyfer saknas. I de äldsta, starkt förgrenade äro kärnorna — isynnerhet i de basala partierna — delvis degenererade. Cellerna innehålla här ofta svartbruna, hopkittade klumpar, som förut beskrivits. Dessutom förekomma i barkcellerna tämligen talrikt sekundärt invuxna hyalina hyfer, dels  $1\ \mu$ , dels  $3-4\ \mu$  tjocka. I centralcyldern observerades däremot ej hyfer. Livslängden av barkcellerna i dessa mykorrhizor är sålunda — liksom i försöken med humusform II och III — jämförelsevis kort.

Som ovan nämndes, finner man alla övergångsstadier mellan pseudomykorrhizor och mykorrhizor av typ C. Vid *Boletus*-hyfernas första inträngande i pseudomykorrhizorna gör sig till en början en ensidigt parasitisk tendens gällande, som dock så småningom övervinnes, så att stabilisering av symbiosen kommer till stånd. Det kan inträffa att ena grenen (a) av en pseudomykorrhiza angripits av *Boletus*-hyferna och utvecklats till en rikt förgrenad mykorrhiza C, under det den andra grenen (b) kvarstannat på pseudomykorrhizastadiet och endast obetydligt förgrenats. Olikheten mellan a och b-systemet kan i detta fall vara slående. I a äro grenarna långa och tjocka, med den vanliga mykorrhizastrukturen, cellkärnorna i barken äro levande; i b däremot äro grenarna tunna och hämmade i sin tillväxt och barkens cellkärnor degenererade.

Mykorrhiza D. Förekomma ytterst sparsamt (tab. 4). De äro i stort sett av typen D:a, som beskrivits från försöken med humusform II. I regel är endast spetsen (intill  $\frac{1}{4}$  eller  $\frac{1}{3}$ ) av de intill  $2,5\ \text{mm}$  långa kortrötterna utbildad som svart mykorrhiza, under det den övriga delen har pseudomykorrhizastruktur. Hyfmanteln är  $5-10\ \mu$  tjock. Kärnorna i barkcellerna äro levande.

Långrötterna ha i stort sett sparsamt utbildade rothår. Detta gäller isynnerhet plantorna 1—4 (tab. 4), under det att planta 5 (tab. 4) hade rothåren något rikligare utvecklade.

I stort sett är infektionen av hyfer mindre riklig än i försöken med humusform II. Vanligen påträffas enstaka hyalina hyfer i barkcellerna, mera sällan svartbruna av *M. R. atrovirens*-typ. Endast i undantagsfall påträffas de förra talrikt. Å andra sidan kan inträffa, att cellerna äro alldeles fria från hyfer.

Långrötternas apikala delar äro mestadels mycket tunna. Även omedelbart under vegetationspunkten ha ofta tämligen talrikt hyalina hyfer observerats i de utvuxna barkcellerna.

Planta 5 avviker från de andra undersökta plantorna även beträffande infektionen i långrötterna. De långrötter, som bära mykorrhizor av typ A, ha nämligen själva i stor utsträckning mykorrhizastruktur, analogt med förhållandena i försöken med humusform IV. Där kortrötter finnas, som alltigenom ha mykorrhizastruktur, finnes vanligen ett intercellulärt nätverk, i regel  $2-3\ \mu$  tjockt, regelbundet utbildat omkring barkcellerna. Hyfmantel saknas dock alltid.

Där mykorrhizor med pseudomykorrhiza-skaft förekomma, är det hartigska

nätverket mindre regelbundet utbildat eller saknas och där uteslutande pseudomykorrhizor sitta, finnes i långrötterna endast intracellulär infektion. De långrotspartier, som ha mykorrhizastruktur, äro i regel betydligt tjockare än de endast intracellulärt infekterade. Detta framgår tydligt i fig. 24 *a*, där den övre delen (med mykorrhizor på pseudomykorrhiza-skaft) är 0,25 mm, den mellersta och apikala (med kortrötter helt och hållet utbildade som mykorrhizor av typ A) 0,4—0,5 mm. Långrötterna i fig. 24 *b* och *c* ha huvudsakligen eller uteslutande intracellulär infektion av 2—4  $\mu$  tjocka, hyalina hyfer.

## 2. Plantorna i sand, bevattnade med humusextrakt.

Kortrötterna äro nästan uteslutande pseudomykorrhizor. Hos två analyserade plantor var deras frekvens resp. 98 och 91 % och hos två andra plantor uppskattades den till c:a 95 %. Dessutom förekomma sparsamt mykorrhizor av typ C (tab. 4: 6, 7). Övriga typer saknas.

I fig. 25 har avbildats övre delen av rotsystemet hos en planta från c-försöket (tab. 4: 6). Endast på den vänstra sidoroten finnes en mykorrhiza C och invid denna några kortrötter, som nyligen angripits av *Boletus*-hyfer, i övrigt äro kortrötterna utbildade som pseudomykorrhizor.

Huvudmassan — omkring 95 % — av pseudomykorrhizorna tillhöra typen A. De ha samma utseende och byggnad som i humusförsöken. Intracellulärt finnas i barkcellerna

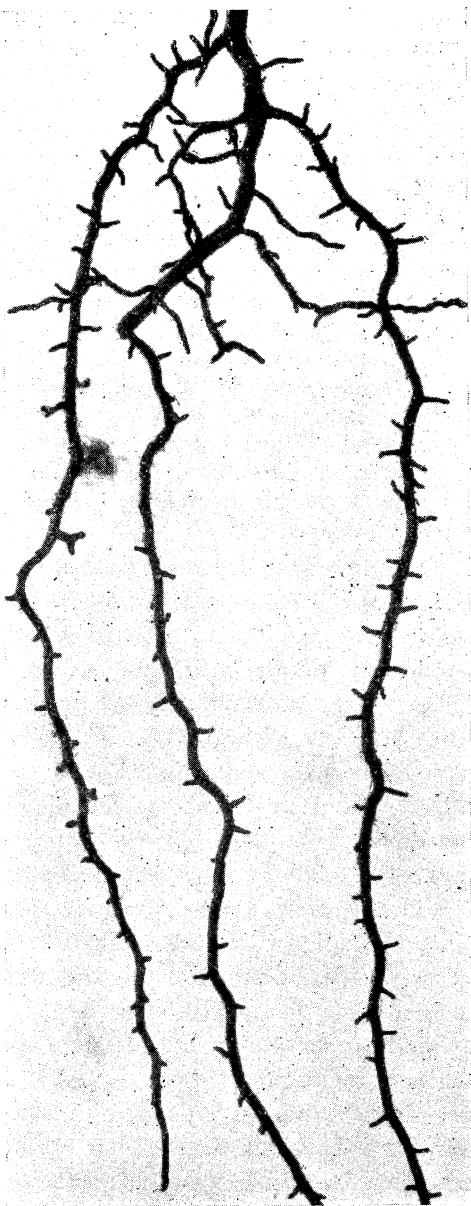


Fig. 25. Övre delen av rotsystemet hos ettårig tallplanta från c-försöket med humusform I. Huvudsakligen pseudomykorrhizor, till vänster en C-mykorrhiza. — 4 × 1.

Der obere Teil des Wurzelsystems einer einjährigen Kiefernplanze vom c-Versuch mit Humusform I. Hauptsächlich Pseudomykorrhizen, links eine C-Mykorrhiza. — 4 × 1.

1—3  $\mu$  tjocka hyalina hyfer. Typen B är regelbundet omgiven av svartbruna hyfer, som mindre vanligt observeras omkring kortrötterna av typ A.

Mellan pseudomykorrhizorna och mykorrhizorna C finnas såsom i humusförsöken alla övergångsstadier. I fig. 25 finner man omedelbart ovanför mykorrhizan (den vänstra sidoroten) två pseudomykorrhizor, som nyligen attackerats av *Boletus*-hyfer. De yngre mykorrhizorna äro vitaktiga, de äldre och mera starkt förgrenade äro mörkbruna till svarta.

Ifrågavarande mykorrhizor synas ha en kortare livslängd än i motsvarande humusförsök. I november påträffades nämligen mera talrikt än i de senare sådana mykorrhizor, som hade degenererade kärnor i barkcellerna och dessa utfyllda av svartbruna exkretionsprodukter, på förut nämnt sätt. Intracellulärt funnos i dessa celler hyalina hyfer.

Långrötterna hade i stort mera rikligt rothår än i humusförsöken. Liksom i de senare voro de på de längre rötterna koncentrerade till dessas basala partier. Intracellulärt förekommo i barken enstaka hyalina, c:a 2  $\mu$  tjocka hyfer. Sådana med brun färg observerades ej.

Ej sällan hade långrötterna avstannat sin tillväxt, varvid spetsen dött och en sidorot av högre ordning, omedelbart ovanför spetsen, fortsatt i moderrotens riktning.

Sammanfattning av svamparnas förhållande i humusform I. Svamparna förhålla sig delvis på ett annat sätt i humusform I (a- och b-försöken) än i humusformerna II och III. En mykorrhizabildning synes i stort sett utlösas med ännu större svårighet i den förra än i de senare, vilket får sitt uttryck däri, att pseudomykorrhizornas antal är större i det förra än i det senare fallet. Undantag i detta avseende bildar planta 5, som lokalt hade synnerligen vackra mykorrhizor. Dessa hade synbarligen till största delen — liksom i försöken med humusform IV — konstituerats omedelbart efter kortrötternas framträngande, vilket förhållande visar, att mykorrhizabildningen utlösts med stor lätthet.

Vid *Boletus*-hyfernas första inträngande i pseudomykorrhizorna gör sig en ensidigt parasitisk tendens från deras sida gällande, sannolikt på grund av det försvagade tillstånd, i vilket pseudomykorrhizans barkceller befinna sig. Detta yttrar sig däri, att det hartigska nätverket utvecklas synnerligen kraftigt. Ett liknande förhållande har av mig tidigare iakttagits i renkultur (MELIN 1923, s. 219—221). Först senare utlöses i pseudomykorrhizans nybildade barkceller en typisk mykorrhizastruktur, där det hartigska nätverket har ett normalt utseende. De av det senare omgivna barkcellerna erhålla större volym än de tidigare bildade och äro försedda med levande cellkärnor.

Liksom i försöken med humusform II och III ha C-mykorrhizorna en jämförelsevis kort livslängd.

Även andra mykorrhizasvampar synas vid sitt första inträngande i pseudomykorrhizorna förhålla sig ensidigt parasitiskt. I mykorrhiza B finner man ej sällan på gränsen mot pseudomykorrhizadelen ett tämligen

tjockt intercellulärt nätverk, under det mykorrhizadelen i övrigt har ett normalt sådant. Förhållandet är analogt med det nyss nämnda beträffande C-mykorrhizorna.

Det svartbruna mycelet av *M. R. atrovirens*-typ synes ej spela en så betydande roll i humusform I som i humusformerna II och III. Visserligen torde pseudomykorrhizorna i stor utsträckning ha konstituerats av detsamma, D-mykorrhizorna äro emellertid sällsynta eller saknas och i långgrötterna spela svartbruna hyfer en mindre framträdande roll.

## V. Kontrollförsök. Plantorna uppdragna i ren sand och bevattnade med destillerat vatten.

Huvudmassan kortrötter utgöras vid första årets slut av enkla pseudomykorrhizor. Hos två analyserade plantor voro 97 % av kortrötterna pseudomykorrhizor (tab. 5).

Tabell 5. Kortrötternas utbildning hos analyserade ettåriga tallplantor i kontrollförsöket.

Die Ausbildung der Kurzwurzeln einjähriger Kiefernpflanzen im Kontrollversuch.

N:r	Långgrötternas längd mm	Mykorrhiza C antal	%	Mykorrhiza F antal	%	Pseudomykorrhiza antal	%
1	873	0	0	10	3	329	97
2	1 000	4	1	15	2,5	537	96,5

I fig. 26 äro avbildade två sidorötter av första ordningen, hos vilka alla kortrötterna äro pseudomykorrhizor.

Habitueellt likna pseudomykorrhizorna dem i humusförsöken. Infektionen i barkcellerna är emellertid i stort sett jämförelsevis sparsam. Vanligen förekomma endast glest 1—2  $\mu$  tjocka hyfer, understundom finnas dessa dock talrikt. Barkcellernas kärnor äro i mindre utsträckning än i humusförsöken degenererade. Ofta äro de levande även i de yttre cellerna, där de i detta fall ha en storlek av 11  $\times$  13—15  $\mu$ . I andra fall kunna emellertid de yttre cellerna sakna kärnor.

Ytcellerna innehålla ej sällan bakterier, liksom i c-försöken med humusformerna III och IV. Såsom i de senare ha cellkärnorna i detta fall varit degenererade, varför bakterierna närmast torde böra betraktas som saprophyter.

Pseudomykorrhizorna omgivas i regel av hyalina hyfer.

Mykorrhiza C. Enstaka kortrötter voro utbildade som enkla eller förgrenade mykorrhizor av typ C. Dessa synas ha en större livslängd än i försöken med humusformerna I—III. Så observerades — i motsats till förhållandet i dessa — vid första årets slut ej degenererade kärnor i barkcellerna. Kärnorna voro i alla undersökta fall till största delen levande och av normalt utseende (c:a 15  $\mu$  i genomsnitt). Ej ens i mykorrhizornas äldre partier kunde sekundärt invuxna intracellulära hyfer iakttagas i barkcellerna.



Mykorrhiza F. Hos de två analyserade plantorna funnos dessutom mykorrhizor av en säregen typ, som benämnas mykorrhiza F. De voro enkla och hade ungefär samma storlek som pseudomykorrhizorna, från vilka de genom enbart okulär granskning ej kunde skiljas. Mantel saknas, från ytan utstråla svartbruna hyfer av *M. R. atrovirens*-typ. Det intercellulära nätverket är vanligen regelbundet utbildat, en- eller tvåskiktat, och c:a  $4\ \mu$  tjockt. På mykorrhizornas yta uppträder understundom svarta sklerotier, som antingen äro mer eller mindre isolerade och klotformade, omkring  $0,1\ \text{mm}$  i genomskärning, eller sammanflytande, med en längd av c:a  $0,4\ \text{mm}$ . Deras celler äro nästan klotrunda och ha en genomskärning av c:a  $8\ \mu$ . Då sklerotierna något likna dem av *Rhizoctonia* i renkultur bildade (MELIN 1923, s. 193), är det sannolikt att den mykorrhiza-bildande svampen är nära besläktad med denna, ehuru F-mykorrhizan — i motsats till den i renkultur bildade *Rhizoctonia*-mykorrhizan — saknade hyfmantel.

Då den ifrågavarande typen förekom ytterst sparsamt, har den ej ägnats något mera ingående studium.

Långrötterna, som ha en större längd än i motsvarande försök med humusform I—III, ha i allmänhet talrika rothår å de äldre delarna.

Infektionen av hyfer i långrötterna kan gestalta sig tämligen olika. Än förekomma intracellulärt enstaka eller mera talrikt hyalina, intill  $6\ \mu$  tjocka hyfer, än finnas svartbruna sådana. De senare uppträda vanligen tämligen glest, i enstaka fall dock så talrikt, att barkcellerna nästan helt och hållet utfyllas. Å andra sidan kunna partier av långrötterna anträffas, där hyfer i barkcellerna ej upptäckas.

## VI. Sammanfattning och diskussion av resultaten.

Beträffande försöken med de undersökta humusformerna från Fagerheden kunna resultaten sammanfattas på följande sätt. Då vattning med humusextrakt i humusför-

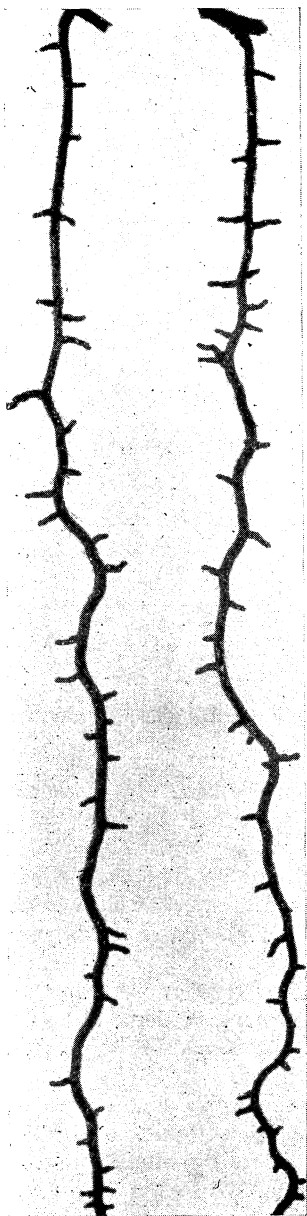


Fig. 26. Två övre sidorötter av första ordningen hos ettårig tallplanta från kontrollförsöket. Uteslutande pseudomykorrhizor. —  $4\times$ .

Zwei obere Seitenwurzeln erster Ordnung einer einjährigen Kiefernpflanze im Kontrollversuch. Ausschliesslich Pseudomykorrhizen. —  $4\times$ .

söken ej märkbart påverkat rötternas utveckling, behandlas a- och b-försöken samtidigt. Plantorna i humusform IV (humus från kalhygge) bilda med hänsyn till rotsystemet en klass för sig. Praktiskt taget ha alla kortrötter utbildats till mykorrhizor av den typ, som man vanligen finner i godartad råhumus. Mykorrhizorna ha konstituerats med mycket stor lätthet. Redan vid sitt framträngande genom moderroten eller omedelbart därefter ha sugrötterna infekterats av svamparna. På grund därav ha kortrötterna helt och hållet ombildats till mykorrhizor. Dessa ha en jämförelsevis lång livslängd. I november kunde hos de ettåriga plantorna ej några tecken till avdöende av barkcellerna observeras. Även de basala, av intercellulärt nätverk omgivna barkcellerna hade levande, kromatinrika kärnor. — Enstaka mykorrhizor voro omspunna av mycel av *M. R. atrovirens*-typ, som även delvis bildat en sekundär hyfmantel. — Pseudomykorrhizor förekommo endast enstaka. — Även långrötterna hade i stor utsträckning mykorrhizastruktur. De på detta sätt utbildade långrötterna voro obetydligt intracellulärt infekterade. Hyfer av *M. R. atrovirens*-typ saknades eller funnos endast enstaka, under det att dessa understundom kunde förekomma tämligen talrikt i sådana långrötter, som ej erhållit mykorrhizastruktur.

En extremt motsatt typ representera plantorna i humusform I (humus från öppna, svårföryngrade partier i tallheden). En mykorrhizabildning har här i stort sett utlösts med mycket stor svårighet, vilket haft till följd att i stället pseudomykorrhizor blivit starkt dominerande. Undantag i detta avseende bildar planta 5, som lokalt hade synnerligen vackra mykorrhizor. Dessa hade synbarligen, liksom i försöken med humusform IV, konstituerats omedelbart efter kortrötternas framträngande, vilket förhållande visar, att mykorrhizorna här — i motsats till det vanliga förhållandet i humusform I — bildats med stor lätthet. De sistnämnda mykorrhizorna hos planta 5 hade — liksom i försöken med humusform IV — en jämförelsevis lång livslängd. — Mykorrhizorna av typ C, som hos alla plantorna äro sällsynta, ha en relativt kort varaktighet. Under det att barkcellernas kärnor hos yngre C-mykorrhizor ha normalt utseende, äro de hos äldre, förgrenade delvis degenerade. Cellerna äro dessutom i det senare fallet mer eller mindre kraftigt intracellulärt infekterade av sekundärt invuxna hyfer. — Infektionen i långrötterna är i stort sett mindre betydande än i försöken med humusform II och III. Det svartbruna mycelet av *M. R. atrovirens*-typ synes härvid spela en mera underordnad roll.

I humusformerna II (humus från föryngringsgrupp under äldre träd i tallheden) och III (humus från äldre trögväxande granskog) ha mykorrhizorna konstituerats något lättare än i humusform I, men med betydligt

större svårighet än i humusform IV. Endast i undantagsfall har en mykorrhizabildning kommit till stånd omedelbart efter kortrotens framträngande från moderroten. Vanligen ha först pseudomykorrhizor bildats, och i dessas spetsar har senare mykorrhizabildning utlösts. Det svartbruna mycelet av *M. R. atrovirens*-typ spelar i dessa försöksserier en framträdande roll. Dess hyfer bidraga å ena sidan vid konstituerandet av pseudomykorrhizorna, å andra sidan bilda de en sekundär hyfmantel omkring mykorrhizorna av typ A och B. Dessutom utvecklas de kraftigt i långrötterna, vars barkceller understundom kunna utfyllas av desamma. C-mykorrhizorna förhålla sig som i försöken med humusform I.

Vad c-försöken (plantor uppdragna i sand och bevattnade med humusextrakt) beträffar, har ingen väsentlig olikhet kunnat påvisas mellan de olika humusformerna. I samtliga fall ha övervägande pseudomykorrhizor bildats. Mykorrhizor ha endast i undantagsfall kommit till utveckling. Samma är förhållandet i kontrollförsöket, där plantorna uppdragits i ren sand och vattnats med destillerat vatten. I humusförsöken tycktes pseudomykorrhizorna vara kraftigare endofytiskt infekterade än i kontrollförsöket (sand och vatten).

Av de undersökta plantorna att döma är den totala rotlängden större i kontrollförsöket än i c-försöken med humusformerna I—III. Den synes däremot vara ungefär lika stor i kontrollförsöket som i c-försöket med humusform IV.

På grund av min tidigare erfarenhet måste jag anse som säkert, att A-mykorrhizorna i humusform IV (kalhygget) representera en ömsesidig eller mutualistisk symbios. De utgöra typen för den optimalt utvecklade mykorrhizan, som jag förut ingående diskuterat (MELIN 1923, s. 267). Då även långrötterna i stor utsträckning ha mykorrhizastruktur, och endast sporadiskt äro försedda med rothår, måste ifrågavarande plantor så gott som uteslutande vara hänvisade till mykorrhizasvamparna för sitt näringsupptagande. De äro med andra ord mykotrofa.

De i de övriga humusformerna iakttagna A-mykorrhizorna torde ävenledes i stort sett representera jämviktsstadier, där svamp och rot leva i ömsesidig symbios med varandra, även om jämvikten här understundom kan rubbas till rötternas nackdel. Så observerades exempelvis i försöket med humusprov II enstaka degenererade kärnor i barkcellerna, något som torde bero på för hög virulens från mykorrhizasvampens sida eller att rotcellerna varit för svaga.

Beträffande C-mykorrhizorna i försöken med humusformerna I—III och c-försöket med humusform IV sjunker vågskålen lätt till fördel för svampsymbionten. Redan från början sker ofta attacken på kortrötterna (pseudomykorrhizorna) mycket häftigt från hyfernas sida, så småningom

kommer dock otvivelaktigt en jämvikt till stånd mellan symbionterna. Av en eller annan anledning rubbas emellertid denna tämligen snart och barkcellerna dödas. Detta förhållande skall senare diskuteras. Det är av stort intresse att jämföra dessa *Boletus*-mykorrhizor med knölmykorrhizorna i godartad råhumus, vilka kunna nå ärtstorlek eller ännu större dimensioner utan att degenerationstecken kunna iakttagas (MELIN 1923).

Som nämnt ha D-mykorrhizorna i allmänhet uppkommit därigenom att mycel av *M. R. atrovirens*-typ bildat en sekundär hyfmantel omkring mykorrhizor av typ A och B. Företeelsen är densamma som MASUI (1926 c, s. 205) beskrivit hos *Abies firma*, hos vilken ett svart mycel kan överkläda mykorrhizor av vit eller gul färg. Huruvida det svartbruna mycelet ensamt kan bilda mykorrhiza, har ej med säkerhet kunnat fastställas. Åtminstone i kontrollförsöket (plantor i sand, vattnade med destillerat vatten) synes emellertid så vara fallet (mykorrhizor av F-typ). Det är möjligt att en del av D-mykorrhizorna även bildats på detta sätt. Med all sannolikhet tillhör det svartbruna mycelet av *M. R. atrovirens*-typ flera arter. I försöken med humusform III ha åtminstone två typer kunnat fastställas, som torde tillhöra skilda arter. Det är sannolikt att ännu flera förekomma, ehuru de ej kunnat skiljas från varandra i det sterila mycelstadiet. Jag har som nämnt tidigare isolerat från tallplantor från Grunewald (vid Berlin) ett svartbrunt mycel av samma typ som *M. R. atrovirens* och som jag benämnt *Rhizoctonia silvestris* (MELIN 1923). Under det att *M. R. atrovirens* i renkultur endast bildade pseudomykorrhizor, bildade *Rh. silvestris* 0,2 mm tjocka svarta mykorrhizor. Båda hade i renkultur en hög virulens gentemot plantorna och dödade snart dessa. Det kan nu tänkas, att en del av de svarta mykorrhizorna bildats av mycel av *Rhizoctonia silvestris*-typ under det att andra på nämnt sätt sekundärt bildats av hyfer av *M. R. atrovirens*-typ. Huruvida verkliga *Rhizoctonia*-mykorrhizor förekommit, kan emellertid ej avgöras utan isoleringsförsök. De i kontrollförsöket erhållna F-mykorrhizorna kunna på grund av förekomsten av sklerotier på desamma misstänkas tillhöra *Rhizoctonia*-typen.

I D-mykorrhizorna har i många fall påvisats en skadlig inverkan från de svartbruna hyfernas sida, vilket i synnerhet varit fallet i försöken med humusformerna I—III. Hyferna växa från manteln in i de yttre cellerna och utfylla ofta dessa. Dessutom finner man ej sällan degenererade kärnor i barkcellerna. Det vill emellertid synas, som om deras skadliga inverkan är mindre i försöken med humusform IV än i dem med humusformerna I—III, vilket i så fall torde bero bl. a. på att rotcellerna här äro kraftigare än i de övriga försöken. Till en viss grad

hindras dessutom hyferna i sitt inträngande av de egentliga mykorrhizasvamparna. Om sålunda de egentliga mykorrhizorna äro optimalt utvecklade, synas de svartbruna hyferna endast med svårighet inväxa. Detta framträder tydligt i B-mykorrhizan i c-försöket med humusform IV. I pseudomykorrhizadelen kunna barkcellerna här vara helt och hållet utfyllda med hyfer (fig. 5 a), som sannolikt tillhöra *M. R. atrovirens*-typen, under det att motsvarande celler i mykorrhizapartiet ej äro endofytiskt infekterade.

D-mykorrhizorna förekomma rikligast i försöken med humusformerna II—III, där överhuvud taget det svartbruna mycelet är kraftigast utvecklat. Den ensidigt parasitiska tendensen hos hyferna av *M. R. atrovirens*-typ framträder tydligt i långrötterna. Framför allt i försöken med humusformerna II och III ha de utvecklats mycket kraftigt i dessa och delvis utfyllt barkcellerna. Man kan tydligt se, att de på detta sätt angripna rötterna skadats. Understundom voro de döende. I försöken med humusformerna I och IV förekommo dessa hyfer mindre talrikt i långrötterna. Beträffande humusform IV bör framhållas, att det svartbruna mycelet huvudsakligen förekommit i sådana långrötter, som ej haft det hartigska nätverket utbildat. Detta förhållande giver ett ytterligare stöd för den uppfattningen, att de egentliga mykorrhizasvamparna utgöra en skyddande barriär för deras inträngande, något som jag redan tidigare (MELIN 1923, s. 270) framhållit. I c-försöket med humusform IV är det svartbruna mycelet mycket kraftigare utvecklat i långrötterna än i a- och b-försöken. Det bildar i det förra fallet t. o. m. sklerotier i barkcellerna. Denna kraftiga utveckling i c-försöket torde delvis sammanhånga med de egentliga mykorrhizasvamparnas svaga utveckling. Delvis kan den dock här bero på rotcellernas svagare utveckling tack vare det näringsfattiga substratet.

Delvis ha pseudomykorrhizorna säkerligen uppbyggts av mycel av *M. R. atrovirens*-typ. Dessutom torde emellertid ett flertal andra svampar ha deltagit i konstituerandet av desamma (jfr MELIN 1923, s. 272). De såsom pseudomykorrhizor utvecklade kortrötterna äro i hög grad hämmade bildningar, något som tydligt framträder vid en jämförelse med de egentliga mykorrhizorna. Svamparnas ensidigt parasitiska karaktär framträder tydligast i sådana fall, då barkcellerna äro nästan utfyllda av tjocka pärlbandshyfer. Det är dock sannolikt, att ej alla pseudomykorrhizabildande svampar äro lika skadliga för plantorna. Till de skadligaste torde få räknas det svartbruna mycelet av *M. R. atrovirens*-typ.

Svamparnas förhållande till rötterna i a- och b-försöken med humus från Fagerheden kunna i korthet sammanfattas sålunda:

- 1) I försöken med humusform IV bildas mykorrhizorna ojämförligt lättast och en mutualistisk symbios kommer omedelbart till stånd. Plantorna upptaga sin näring huvudsakligen genom mykorrhiza-svamparna.
- 2) I försöken med humusform I utlöses mykorrhizabildningen på det hela taget med stor svårighet. Det förefinnes en tendens till ensidig parasitism från mykorrhizasvamparnas sida. Detta är i synnerhet fallet med C-mykorrhizorna konstituerande *Boletus*-arterna. Kortrötterna attackeras dessutom kraftigt av skadliga svampar, bland vilka mycel av *M. R. atrovirens*-typ spelar en stor roll. Näringsupptagandet är i hög grad försvårat, tack vare de svagt utvecklade mykorrhizorna och de förkrympta pseudomykorrhizorna.
- 3) I försöken med humusformerna II och III sker mykorrhizabildningen med något större lätthet än i försöken med humusform I. I övrigt kan sägas detsamma som beträffande dessa.
- 4) I försöken med humusformerna II och III ha långrotterna kraftigt angripits av svampmycel, i synnerhet sådant av *M. R. atrovirens*-typ, som synbarligen haft en skadlig inverkan på plantorna.

HESSELMAN (1927) har i försöken med såväl ifrågavarande råhumusformer som ett flertal andra påvisat, att det råder ett tydligt samband mellan plantornas utveckling och kvävemobiliseringen, framför allt nitrifikationen i jorden. I de undersökta humusformerna förefinnes emellertid även en parallellism mellan plantornas utseende och mykorrhizornas utveckling. Av de här behandlade humusformerna från Fagerheden alstrade n:r 4 de vackraste och n:r 1 de sämsta, under det att från humusformerna II och III erhöles något bättre plantor än från n:r 1. Samma parallellism har även påvisats beträffande förmultnings- och humusämnessikten i godartad råhumus (försöksserie B, Jönåker). Även i försöksserie D har i stort sett ett motsvarande samband kunnat fastställas.

En liknande parallellism mellan plantornas utseende och mykorrhizornas utveckling har redan tidigare påvisats av MÜLLER (MÜLLER og WEIS 1906) hos bokplantor och av mig själv (MELIN 1917) hos tall- och granplantor på nyligen torrlagda myrmarker. Genom en jämförande undersökning kom jag då till den slutsatsen, att väl utbildade mykorrhizor voro orsaken till de vackra plantorna och att mykorrhizasvamparna på dessa marker sålunda voro nödvändiga för plantornas utveckling. Anledningen till att mykorrhizor ej bildades på vissa nyligen torr-

lagda myrmarker ansåg jag ligga däri, att de mykorrhizabildande svamparna från början saknades och endast så småningom invandrade efter torrläggningen. Det är sannolikt, att detta spelar en stor roll beträffande myrmarkerna, men den här gjorda undersökningen visar, att även andra faktorer äro verksamma, något som jag även i föregående arbeten framhållit.

Vilken kan då orsaken vara till att i de ifrågavarande humusförsöken de vackra plantorna ha optimalt utvecklade mykorrhizor, under det att dessa i stort sett äro svagt utbildade hos de svaga plantorna. De närmast tillhands liggande möjligheterna synas mig vara följande.

1) De kraftigare plantorna ha i rötterna rikligare tillgång än de svagare på assimiler, som på ett eller annat sätt kunna påverka mykorrhizabildningen.

2) I vissa humusformer finnas talrikt mycel, tillhörande mykorrhizabildande svampar, i andra däremot äro dessa mera sällsynta. I förra fallet bildas på grund härav kraftiga mykorrhizor och tack vare dessa vackra plantor.

3) Humusformerna ha direkt eller indirekt betydelse för mykorrhizabildningen, antingen på det sättet att de påverka svamparnas virulens eller rotcellernas aktivitet eller bådadera. Genom en kraftigare mykorrhizautveckling bli plantorna bättre utvecklade.

Den första möjligheten synes här helt och hållet kunna bortelimineras. I försöken voro plantorna från början av identiskt samma beskaffenhet. I humusform IV konstituerades synbarligen omedelbart efter planteringen normala mykorrhizor, i de andra humusformerna i början i stort sett uteslutande pseudomykorrhizor. Endast sporadiskt utlöstes hos vissa plantor normal mykorrhizabildning.

Den andra möjligheten har något större sannolikhet för sig. Det är troligt, att mikrofloran är avsevärt olika i humusform IV å ena sidan och i humusformerna I—III å den andra. Härför talar det förhållandet, att schnallenmycel ej iakttagits i humusformerna I och III, under det att dessa varit talrika isynnerhet i humusform IV, och dessutom den omständigheten, att mycel av *M. R. atrovirens*-typ var talrikare i humusformerna II och III än i IV och I. Det är möjligt, att i exempelvis äldre råhumus triviala marksvampar och sådana av *M. R. atrovirens*-typ utvecklas kraftigt på bekostnad av de mykorrhizabildande hymenomyceterna. Det är en för mykologer känd erfarenhet, att mark-hymenomyceter äro mindre vanliga i äldre, oväxtliga skogar än i yngre, växtliga sådana. Även om en olikhet med avseende på de mykorrhizabildande hymenomyceternas frekvens från början skulle föreligga, synes dock denna ej ensamt kunna förklara skillnaden i avseende på mykorrhiza-

bildningen i de olika försöken. Försöken visa, att mykorrhizabildande svampar dock funnits i samtliga humusformer. Trots detta ha emellertid mykorrhizorna bildats med svårighet i humusformerna I—III, vilket framgår därav, att som nämnts vanligen först pseudomykorrhizor konstituerats, vilka sedan ombildats till mykorrhizor. Intressant är i detta avseende c-försöket med humusform IV. I detta måste givetvis mykorrhizabildande hyfer talrikt funnits liksom i a- och b-försöken med samma humusform. Trots detta ha emellertid mykorrhizor bildats endast med svårighet.

Det synes mig sannolikt, att i första hand humusformerna själva direkt eller indirekt varit orsaken till mykorrhizornas olika utbildning. Detta står i överensstämmelse med den uppfattning, som jag tidigare framlagt (MELIN 1925). Det bestyrkes även därav, att enstaka plantor i humusformerna I—III hade grupper av till synes optimalt utvecklade mykorrhizor. Detta var särskilt påfallande hos planta 5 i humusform I. Enär råhumus alltid är mycket heterogen, låter det sig väl tänka, att i en på det hela taget ogynnsam humusform mindre fläckar kunna förekomma, där humusen är av annan och bättre beskaffenhet.

Då det i försöken förefunnits en parallellism mellan kvävemobiliseringsintensitet och mykorrhizabildningen, ligger nära tillhands att antaga, att kvävemobiliseringen eller med denna sammanhängande faktorer utöva en gynnsam inverkan på mykorrhizornas utveckling. Detta överensstämmer även med erfarenheterna från naturen. Man finner nämligen de vackraste mykorrhizorna i lucker råhumus, och vid en jämförelse mellan förmultnings- och humusämneskikten äro de bäst utvecklade i de förra. Huru detta samband skall tolkas är för närvarande vanskligt att något så när säkert avgöra. Det gjorda försöken synas dock peka hän i en bestämd riktning.

Jag har tidigare framhållit, att humustäckets näringsförråd, särskilt det tillgängliga kvävet, torde spela en roll för mykorrhizabildningen. Det visade sig nämligen i renkulturer, att mykorrhizor lättare kommo till utveckling i substrat med  $\text{NH}_4\text{Cl}$ , nukleinsyra och pepton som kvävekälla än i kvävefritt sådant. Jag tolkade detta förhållande så, att svamparna i det förra fallet erhöilo en högre virulens än i det senare och därför lättare kunde bilda mykorrhizor. Ovivelaktigt är det av stor vikt, att svamparna ha en tillräckligt hög virulens, men det är även av stor betydelse, att rotcellerna befinna sig i ett sådant fysiologiskt tillstånd, att de genom sin enzymatiska verksamhet kunna hålla svamparna stängna (MELIN 1925). Endast om rotcellerna äro tillräckligt kraftiga kunna de tvinga svamparna att leva intercellulärt. På grund av tidigare gjorda försök håller jag för sannolikt, att i pseudomykorrhizorna i försöken



med humusformerna I—III — förutom triviala svampar och mycel av *M. R. atrovirens*-typ — även ingått hyfer av mykorrhizabildande hymenomyceter. Att hyfer tillhörande mykorrhizasvampar verkligen funnits i pseudomykorrhizorna av typ A framgår bäst därav, att ett intercellulärt nätverk ej sällan sporadiskt kan förekomma. I pseudomykorrhizorna av typ B har detta nätverk i allmänhet bildats omkring de inre barkcellerna, de yttre däremot ha i stort sett ej förmått framtvinga detsamma. Detta visar hän på att barkcellerna utgöra den svagare komponenten i symbiosen. Det är nu sannolikt, att en rikligare kvävetillförsel till rotcellerna — i form av nitrat eller ammoniumsalt — kan direkt eller indirekt höja dessas aktivitet, så att normal mykorrhiza utlöses. En livlig kväve-mobilisering skulle sålunda kunna vara orsaken dels till att svamparna erhålla en tillräckligt hög virulens, dels till att rotcellerna bli tillräckligt kraftiga. En mutualistisk symbios skulle härigenom komma tillstånd. Det är a priori sannolikt, att nitrater därvid äro mera gynnsamma än ammoniumsalter.

Det bör emellertid framhållas, att nitrater ej äro nödvändiga för att mykorrhizor snabbt skola bildas hos plantorna. Jag har tidigare framhållit (MELIN 1917, s. 409), att på vissa nyligen torrlagda myrmarker mykorrhizabildningen kommer till stånd oberoende av nitrifikationen i marken. Dessutom kan erinras om att mykorrhizorna äro väl utvecklade exempelvis i vissa naturliga myrassociationer, i vilka salpeterbildning ej förekommer.

Å andra sidan är möjligt, att en mycket riklig tillgång på nitrater kan hämma mykorrhizabildningen. Härför tala bl. a. MORKS (1927) undersökningar. MORK fann nämligen, att mykorrhizorna voro svagt utbildade hos granplantor på sådan mark, där nitrifikationen av allt att döma var livlig. MÖLLERS (1902) bekanta försök kunna även ge stöd för en sådan uppfattning.

Det synes sannolikt, att mykorrhizabildningens förutsättningar gestalta sig olika i olika humusformer. Denna fråga kräver emellertid ytterligare ingående studium för att kunna besvaras.

Även sedan mykorrhizasymbiosen konstituerats, spelar humusformens beskaffenhet en stor roll för upprätthållandet av jämviktstillståndet mellan de båda symbionterna. I humusform IV kunde ett rubbande av jämvikten ej konstateras, vilket däremot var fallet i humusformerna I—III. I C-mykorrhizorna erhöilo svampsymbionterna så småningom övertaget, och även beträffande A-mykorrhizorna kunde i humusform II en tendens i samma riktning konstateras. Att mykorrhizasvamparna — även hymenomyceterna — i renkultur kunna bli ensidigt parasitiska har jag förut framhållit. Jag har som nämnts antagit såsom sannolikt, att detta under

vissa förhållanden även kan bli fallet i naturen. Nyligen har MASUI (1926 a) beskrivit en mykorrhizaform hos *Abies firma*, vilken han anser bildats av *Cantharellus floccosus*. I ifrågavarande fall var svampsymbionten av allt att döma ensidigt parasitisk. HESSELINK (1926) gjorde den iakttagelsen, att svampsymbionterna i vissa humusformer kunna inverka skadligt på tallplantor.

Orsakerna till att jämviktstillståndet lätt kunnat rubbas i försöken med humusformerna I—III torde direkt eller indirekt sammanhänga med den obetydliga kvävemobiliseringen. Det är möjligt, att svamparna på grund av försvårad kvävetillförsel från humusen söka tillgodogöra sig rotcellernas kväve. Eller man kan tänka sig, att rotcellerna på grund av otillräcklig kvävetillförsel genom svamparna bli försvagade och att därför vågskålen sjunker till deras nackdel.

I de humusformer, där mykorrhizor med svårighet bildas, bli rötterna såsom framhållits, lätt offer för angrepp av skilda svampmycel, som utvecklas mer eller mindre kraftigt i såväl kort- som långrötterna. Så har tydligast varit fallet i humusformerna II och III. Det är som nämnt sannolikt, att i äldre råhumus mindre specialiserade svampar än mykorrhizasvamparna gärna bli dominerande. Förekomsten av sådana svampar synas emellertid ej i och för sig utgöra något hinder för mykorrhizabildningen. Å andra sidan bli emellertid rötterna i mindre omfattning attackerade av skadliga svampar, sedan mykorrhizorna bildats. I detta avseende bekräftas sålunda de slutsatser, till vilka jag genom tidigare undersökningar kommit, nämligen att mykorrhizasvamparna utom den direkta betydelsen i näringsupptagandets tjänst även ha en indirekt sådan, nämligen att skydda rötterna mot skadliga svampmycel.

---

Av den här refererade undersökningen synes framgå, att en livlig kvävemobilisering i råhumustäcket eller faktorer, som nära sammanhänga med denna å ena sidan gynnar uppkomsten av optimalt utvecklade mykorrhizor och å andra sidan är av stor betydelse för bibehållandet av jämviktstillståndet mellan de båda symbionterna.

Om denna uppfattning är riktig, ställes föryngringsproblemet på våra råhumusmarker i en ny och intressant belysning. Det är nämligen, såsom jag framhållit, otvivelaktigt av vital betydelse för plantornas utveckling på dessa marker, att de redan från början ingå i mutualistisk symbios med mykorrhizasvamparna. Å ena sidan säkerställs härigenom deras näringstillförsel, särskilt deras kväveupptagande, och de bli kraftigt utvecklade, om förhållandena i övrigt äro gynnsamma. Å andra sidan

skyddas plantornas rötter mot för kraftigt angrepp av skadliga, ensidigt parasitiska svampar.

Frågan om mykorrhizan och föryngringsproblemet på våra råhumusmarker lämnar ett rikt arbetsfält för framtida forskning. Sannolikt skola väl planlagda undersökningar enligt den metod, som HESSELMAN (1927) utarbetat, giva resultat, som ha stor teoretisk och praktisk betydelse.

### LITTERATUR.

- HESSELINK, E., 1926, Een en ander over de wortelontwikkeling van den grove den (*Pinus silvestris*) en den oostenrijksche den (*Pinus laricio austriaca*). — Mededeel. v. h. Rijksboschbouwraproefstation, II: 3. Wageningen.
- HESSELMAN, H., 1927, Studier över barrträdsplantans utveckling i råhumus I. Betydelsen av kvävemobiliseringen i råhumustäcket för tall- och granplantans första utveckling. — Meddel. fr. Stat. Skogsförs.-anst., h. 23. Stockholm.
- MASUI, K., 1926 a, A study of the mycorrhiza of *Abies firma* S. et Z., with special reference to its mycorrhizal fungus, *Cantharellus floccosus* Schw. — Mem. Coll. Sci., Kyoto Imp. Univ., Ser. B, II: 1. Kyoto.
- 1926 b, The compound mycorrhiza of *Quercus paucidentata* Fr. — Ibidem, II: 4. Kyoto.
- 1926 c, A study of the ectotrophic mycorrhiza of *Alnus*. — Ibidem, II: 4. Kyoto.
- MELIN, E., 1917, Studier över de norrländska myrmarkernas vegetation. — Akad. Avhandl. Uppsala.
- 1923, Experimentelle Untersuchungen über die Konstitution und Ökologie der Mykorrhizen von *Pinus silvestris* und *Picea Abies*. — Mykol. Untersuch. u. Ber. von R. FALCK, 2. Cassel.
- 1924, Barrträdens mykorrhizasvampar och deras betydelse för trädens trivsel. — Skogsvårdsfören. Tidskr., 22. Stockholm.
- 1925, Untersuchungen über die Bedeutung der Baummykorrhiza. Eine ökologisch-physiologische Studie. — Jena.
- MORK, E., 1927, Granskogens foryngelsesforhold i Namdalstraktene. — Medd. fr. d. Norske Skogsforsøksvesen, 8. Oslo.
- MÜLLER, P. E., og WEIS, FR., 1906, Studier over Skov- og Hedejord I. Om Kalkens Indvirkning paa Bøgemor. — Medd. Forstl. Forsøgsvæsen, 1. København.
- MÖLLER, A., 1902, Ueber die Wurzelbildung der ein- und zweijährigen Kiefer im märkischen Sandböden. — Zeitschr. f. Forst- u. Jagdwesen, 34, Berlin.

## RESÜMEE.

**Studien über die Entwicklung der Nadelbaumpflanze in Rohhumus. II. Die Ausbildung der Mykorrhiza bei der Kiefernpflanze in verschiedenen Rohhumusformen.**

Die nachstehend mitgeteilte Untersuchung verfolgt den Zweck, die Frage der Entwicklung der Mykorrhizen und Pseudomykorrhizen bei einjährigen Kiefernpflanzen in verschiedenen Rohhumusformen zu beleuchten. Da die Stickstoffmobilisierung dieser Humusformen wie auch die Entwicklung der Pflanzen im Detail von HESSELMAN (1927) studiert ist, kann die Mykorrhiza-bildung in ihrer Beziehung zu diesen Faktoren untersucht werden.

Dem Untersuchungsplan gemäss wurden die Wurzeln von einjährigen Pflanzen der von HESSELMAN (a. a. O.) ausgeführten Versuchsreihen einer genauen Analyse unterzogen. Es sei indessen betont, dass die Untersuchung insofern unvollständig ist, als nicht Pflanzen aus allen Versuchsreihen haben analysiert werden können.

Die ausführlichste Untersuchung ist betreffs einjähriger Pflanzen, die in Humusproben aus Fagerheden (HESSELMAN 1927, Versuchsreihe A<sub>1</sub>) aufgezogen waren, ausgeführt worden. Als die Pflanzen Anfang November 1922 aus den Töpfen herausgenommen wurden, wurde das Wurzelsystem einer vorbereitenden Okularbesichtigung unterzogen. Verschiedene Typen von Kurzwurzeln waren ohne weiteres zu unterscheiden und wurden fixiert, vorauf einige typische Pflanzen — im allgemeinen vier von jedem Versuch — zwecks späterer Untersuchung in Spiritus gelegt wurden. Die Kurzwurzeln wurden in ZENKER'scher Flüssigkeit fixiert (MELIN 1923, S. 89). Zur späteren Färbung der Mikrotomschnitte wurden Orseillin BB und Anilinblau verwendet (MELIN a. a. O.). Von Versuchsreihe B (Humus von Jönåker) war behufs Wurzeluntersuchung je eine Pflanze aus der F- und aus der H-Schicht in Spiritus gelegt worden. Von den übrigen Reihen hat geeignetes Material nicht zur Verfügung gestanden. Mit den Humusformen in Versuchsreihe D (Humus aus verschiedenen Beständen in der Versuchsforst Kulbäcksliden) wurde jedoch im Sommer 1926 ein neuer Versuch im besonderen Hinblick auf eine Untersuchung der Wurzeln angestellt. Die Pflanzen in einem von zwei Paralleltöpfen wurden im November desselben Jahres zur Prüfung herausgenommen und zwecks weiterer Untersuchung in Spiritus aufbewahrt. Diese Pflanzen sind bisher nur präliminär untersucht worden.

Bei der endgültigen Untersuchung wurden die Wurzeln so genau wie möglich analysiert, wobei jede Kurzwurzel mikroskopisch unter schwacher Vergrösserung untersucht wurde. In einer sehr grossen Anzahl von Fällen wurden ausserdem die Kurzwurzeln zum Zwecke einer eingehenderen Analyse in Schnitte zerlegt.

Folgende Typen von Mykorrhizen und Pseudomykorrhizen sind unterschieden worden.

Mykorrhiza A. Entspricht den von mir früher beschriebenen Gabelmykorrhizen des Typus I und II (MELIN 1923, S. 89 ff.). Die ektotrophen

und ektendotrophen Typen haben nicht mit Sicherheit voneinander an dem fixierten Material unterschieden werden können, da die Fixierungen so spät wie im November vorgenommen worden sind. Der Hyphenmantel ist dünn oder fehlt. Hyphenstränge sind nicht ausgebildet. Gewisse Variationen bezüglich der inneren Struktur können vorkommen, bedingt durch verschiedene Pilzsymbionten und Verschiedenheiten betreffs der Humusformen. — Entweder hat die ganze Kurzwurzel denselben Bau, oder auch hat der untere Teil Pseudomykorrhizastruktur. Die Mykorrhizapartie ist in jedem Falle grösser als der Pseudomykorrhizateil (Fig. 1: 1—3).

Mykorrhiza B. Kombinierte Mykorrhiza von Typus A und Pseudomykorrhiza, wobei die letztere den unteren Hauptteil einnimmt (Fig. 1: 4—5). Obwohl es von logischem Gesichtspunkt aus unrichtig ist, diesen Typus als einen besonderen Mykorrhizatypus aufzuführen, ist dies doch von praktischem Gesichtspunkt aus für notwendig erachtet worden.

Mykorrhiza B. Entspricht morphologisch am nächsten der früher (MELIN 1923, S. 103) beschriebenen Knollenmykorrhiza. Von einem dicken Hyphenmantel gehen mehr oder weniger zahlreich Hyphen und Hyphenstränge aus, die denen ähneln, welche von der Knollenmykorrhiza in Rohhumusboden und von der von *Boletus*-Arten in Reinkultur gebildeten Mykorrhiza ausstrahlen. Die Hyphen haben ausserdem die für *Boletus*-Arten bezeichnende paarige Verzweigung und die charakteristischen Beläge auf den Wänden. Die Hyphenstränge sind 50—75  $\mu$  dick und lösen sich nach aussen hin allmählich in Hyphen auf. Es ist demnach wahrscheinlich, dass dieser Mykorrhizatypus von *Boletus*-Arten konstituiert wird, obwohl er habituell verschieden von der von diesen gebildeten Knollenmykorrhiza in Rohhumusboden ist (MELIN 1923, S. 78). So ist er beispielsweise nie so stark verzweigt, und die Zweige sind auch nicht so miteinander verwoben, wie es der Fall bei der letzteren ist.

Mykorrhiza D. Die Farbe ist mehr oder weniger schwarz. Der Hyphenmantel besteht entweder aus einer inneren Schicht hyaliner und einer äusseren Schicht schwarzbrauner Hyphen oder nur aus dieser letzteren Schicht. Von der Oberfläche strahlen zahlreiche schwarzbraune Hyphen aus. Dieser Mykorrhizatypus scheint im allgemeinen auf die Weise entstanden zu sein, dass schwarzbraune Hyphen von *M.R. atrovirens*-Typus Mykorrhizen von Typus A und B überwachsen und einen sekundären schwarzen Mantel gebildet haben.

Mykorrhiza E. Diese hat habituell grosse Ähnlichkeit mit den A-Mykorrhizen, von denen sie sich jedoch u. a. durch eine sehr kräftige intrazelluläre Infektion unterscheidet. Sie ist nur in dem c-Versuch mit Humusform IV beobachtet worden.

Mykorrhiza F. Dünn und pseudomykorrhizaähnlich. Ist mit Sicherheit nur in dem Kontrollversuch (Sand und dest. Wasser) beobachtet worden. Sie scheint aus Hyphen von *Rhizoctonia*-Typus aufgebaut zu sein.

Die Pseudomykorrhizen ähneln habituell den von mir früher beschriebenen (MELIN 1917; 1923; 1924). In ihrer typischen Form haben sie ausschliesslich intrazelluläre Infektion. Bisweilen ist jedoch sporadisch ein interzelluläres Netzwerk zustande gekommen, gewöhnlich um die inneren Rindenzellen herum, ohne dass der Typus im übrigen eine Veränderung erfahren hätte. Die erstere Form wird hier A-Typus, die letztere B-Typus genannt.

Betreffs der Versuche mit den untersuchten Humusformen von Fagerheden lassen sich die Resultate folgendermassen zusammenfassen. Da Begiessen

mit Humusextrakt in den Humusversuchen die Entwicklung der Wurzeln nicht merkbar beeinflusst hat, werden die a- und die b-Versuche gleichzeitig behandelt.

Die Pflanzen in Humusform IV (Humus von Kahlschlagfläche) bilden hinsichtlich des Wurzelsystems eine Klasse für sich. Praktisch genommen, sind alle Kurzwurzeln zu Mykorrhizen des Typus ausgebildet worden, den man gewöhnlich in gutartigem Rohhumus findet. Die Mykorrhizen sind mit sehr grosser Leichtigkeit konstituiert worden. Schon bei ihrem Vordringen durch die Mutterwurzel oder unmittelbar danach sind die Saugwurzeln von den Pilzen infiziert worden. Infolgedessen sind die Kurzwurzeln vollständig zu Mykorrhizen umgebildet worden. Diese haben eine verhältnismässig lange Lebensdauer. Im November konnten bei den einjährigen Pflanzen keine Zeichen eines Absterbens der Rindenzellen beobachtet werden. Auch die basalen, von interzellulärem Netzwerk umgebenen Rindenzellen hatten lebende, chromatinreiche Kerne. — Vereinzelte Mykorrhizen waren von Myzel von *M.R. atrovirens*-Typus umspinnen, das auch teilweise einen sekundären Hyphenmantel gebildet hatte. — Pseudomykorrhizen kamen nur vereinzelt vor. — Auch die Langwurzeln hatten in grosser Ausdehnung Mykorrhizastruktur. Die auf diese Weise ausgebildeten Langwurzeln waren unbedeutend intrazellulär infiziert. Hyphen von *M.R. atrovirens*-Typus fehlten oder waren nur vereinzelt vorhanden, während diese bisweilen ziemlich zahlreich in solchen Langwurzeln vorkommen konnten, die nicht Mykorrhizastruktur erhalten hatten.

Einen extrem entgegengesetzten Typus stellen die Pflanzen in Humusform I dar (Humus von offenen, sich schwer verjüngenden Partien in der Kiefernheide). Eine Mykorrhizabildung ist hier im grossen und ganzen mit sehr grosser Schwierigkeit ausgelöst worden, was zur Folge gehabt hat, dass statt dessen Pseudomykorrhizen stark dominierend geworden sind. Eine Ausnahme in dieser Hinsicht bildet Pflanze 5, die lokal sehr schöne A-Mykorrhizen hatte. Diese waren augenscheinlich gleichwie in den Versuchen mit Humusform IV unmittelbar nach dem Hervordringen der Kurzwurzeln konstituiert worden, welcher Umstand zeigt, dass die Mykorrhizen hier — im Gegensatz zu dem gewöhnlichen Verhalten in Humusform I — mit grosser Leichtigkeit zur Ausbildung gekommen sind. Die letztgenannten Mykorrhizen bei Pflanze 5 hatten — gleichwie in den Versuchen mit Humusform IV — eine verhältnismässig lange Lebensdauer. — Die Mykorrhizen von Typus C, die bei allen Pflanzen selten sind, haben einen relativ kurzen Bestand. Während die Kerne der Rindenzellen bei jüngeren C-Mykorrhizen normales Aussehen haben, sind sie bei älteren, verzweigten teilweise degeneriert. Die Zellen sind ausserdem im letzteren Falle mehr oder weniger kräftig intrazellulär infiziert mit sekundär eingewachsenen Hyphen. — Die Infektion in den Langwurzeln ist im grossen und ganzen weniger bedeutend als in den Versuchen mit Humusform II und III. Das schwarzbraune Myzel von *M.R. atrovirens*-Typus scheint hierbei eine mehr untergeordnete Rolle zu spielen.

In den Humusformen II (Humus von Verjüngungsgruppe unter älteren Bäumen in der Kiefernheide) und III (Humus aus älterem, trügwichsigem Fichtenwald) sind die Mykorrhizen etwas leichter als in Humusform I konstituiert worden, aber mit bedeutend grösserer Schwierigkeit als in Humusform IV. Nur in Ausnahmefällen ist eine Mykorrhizabildung unmittelbar nach dem Hervordringen der Kurzwurzel aus der Mutterwurzel zustande gekommen.

Gewöhnlich sind zuerst Pseudomykorrhizen gebildet worden, und an den Spitzen derselben ist dann später eine Mykorrhizabildung ausgelöst worden. Das schwarzbraune Myzel von *M.R. atrovirens*-Typus spielt in diesen Versuchsreihen eine hervortretende Rolle. Die Hyphen desselben tragen einerseits zur Konstitutierung der Pseudomykorrhizen bei, andererseits bilden sie einen sekundären Hyphenmantel um die Mykorrhizen von Typus A und B herum. Ausserdem gelangen sie zu kräftiger Entwicklung in den Langwurzeln, deren Rindenzellen bisweilen von denselben ausgefüllt sein können. Die C-Mykorrhizen verhalten sich wie in den Versuchen mit Humusform I.

Was die c-Versuche (Pflanzen aufgezogen in Sand und begossen mit Humus-extrakt) betrifft, so hat kein wesentlicher Unterschied zwischen den verschiedenen Humusformen nachgewiesen werden können. In sämtlichen Fällen sind überwiegend Pseudomykorrhizen gebildet worden. Mykorrhizen sind nur in Ausnahmefällen zur Entwicklung gekommen. Dasselbe ist der Fall in dem Kontrollversuch, bei dem die Pflanzen in reinem Sand aufgezogen und mit destilliertem Wasser begossen worden sind. In den Humusversuchen schienen die Pseudomykorrhizen kräftiger endophytisch infiziert zu sein als in dem Kontrollversuch (Sand und Wasser).

Auf Grund meiner früheren Erfahrung muss ich es als sicher ansehen, dass die A-Mykorrhizen in Humusform IV (Kahlschlagfläche) eine wechselseitige oder mutualistische Symbiose repräsentieren. Da auch die Langwurzeln in grosser Ausdehnung Mykorrhizastruktur haben und nur sporadisch mit Wurzelhaaren versehen sind, müssen die fraglichen Pflanzen so gut wie ausschliesslich auf die Mykorrhizapilze für ihre Nahrungsaufnahme angewiesen sein. Sie sind mit anderen Worten mykotroph.

Die in den übrigen Humusformen beobachteten A-Mykorrhizen dürften gleichfalls im grossen und ganzen Gleichgewichtsstadien repräsentieren, wo Pilz und Wurzel in wechselseitiger Symbiose miteinander leben, wenn auch das Gleichgewicht hier bisweilen zum Nachteil der Wurzeln gestört werden kann. So wurden beispielsweise in dem Versuch mit Humusprobe II vereinzelte degenerierte Kerne in den Rindenzellen beobachtet, was auf zu hoher Virulenz seitens des Mykorrhizapilzes oder darauf beruhen dürfte, dass die Wurzelzellen zu schwach gewesen sind.

Was die C-Mykorrhizen in den Versuchen mit den Humusformen I—III und dem c-Versuch mit Humusform IV betrifft, so sinkt hier die Wagschale leicht zugunsten des Pilzsymbionten. Schon von Anfang an erfolgt oft der Angriff auf die Kurzwurzeln (die Pseudomykorrhizen) sehr heftig seitens der Hyphen, allmählich kommt jedoch unzweifelhaft ein Gleichgewicht zwischen den Symbionten zustande. Aus diesem oder jenem Anlass erfährt indessen das Gleichgewicht ziemlich bald eine Störung, und die Rindenzellen werden getötet. Es ist von grossem Interesse, diese *Boletus*-Mykorrhizen mit den Knollenmykorrhizen in gutartigem Rohhumus zu vergleichen, welche Erbsengrösse oder noch grössere Dimensionen erreichen können, ohne dass Degenerationszeichen beobachtet werden können.

In den D-Mykorrhizen ist in vielen Fällen eine schädliche Einwirkung seitens der schwarzbraunen Hyphen nachgewiesen worden, was besonders in den Versuchen mit den Humusformen I—III der Fall gewesen ist. Die Hyphen wachsen von dem Mantel aus in die äusseren Zellen hinein und füllen sie oft aus. Ausserdem findet man nicht selten degenerierte Kerne in

den Rindenzellen. Es will indessen scheinen, als wenn ihre schädliche Einwirkung geringer ist in den Versuchen mit Humusform IV als in denen mit den Humusformen I—III, was solchenfalls u. a. darauf beruhen dürfte, dass die Wurzelzellen hier kräftiger sind als in den übrigen Versuchen. Bis zu einem gewissen Grade werden ausserdem die Hyphen in ihrem Eindringen durch die eigentlichen Mykorrhizapilze gehindert. Wenn demnach die eigentlichen Mykorrhizen optimal entwickelt sind, scheinen die schwarzbraunen Hyphen nur mit Schwierigkeit einzuwachsen.

Die als Pseudomykorrhizen entwickelten Kurzwurzeln sind in hohem Grade gehemmte Bildungen, was deutlich bei einem Vergleich mit den eigentlichen Mykorrhizen hervortritt. Der einseitig parasitische Charakter der Pilze zeigt sich am deutlichsten in solchen Fällen, wo die Rindenzellen von dicken Perlenschnurhyphen fast ausgefüllt sind (Fig. 5 a). Es ist jedoch wahrscheinlich, dass nicht alle pseudomykorrhizabildenden Pilze gleich schädlich für die Pflanzen sind. Zu den schädlichsten dürfte das schwarzbraune Myzel von *M.R. atrovirens*-Typus zu rechnen sein.

Das Verhältniß der Pilze zu den Wurzeln in den a- und b-Versuchen mit Humus von Fagerheden kann in Kürze folgendermassen zusammengefasst werden:

1) In den Versuchen mit Humusform IV werden die Mykorrhizen unvergleichlich am leichtesten gebildet, und eine mutualistische Symbiose kommt unmittelbar zustande. Die Pflanzen nehmen ihre Nahrung hauptsächlich durch die Mykorrhizapilze auf.

2) In den Versuchen mit Humusform I wird die Mykorrhizabildung im ganzen genommen mit grosser Schwierigkeit ausgelöst. Es besteht eine Tendenz zu einseitigem Parasitismus seitens der Mykorrhizapilze. Dies ist besonders der Fall bei den die C-Mykorrhizen konstituierenden *Boletus*-Arten. Die Kurzwurzeln werden ausserdem kräftig von schädlichen Pilzen angegriffen, unter welchen Myzel von *M.R. atrovirens*-Typus eine grosse Rolle spielt. Die Nahrungsaufnahme ist in hohem Grade erschwert, infolge der schwach entwickelten Mykorrhizen und der verkümmerten Pseudomykorrhizen.

3) In den Versuchen mit den Humusformen II und III geschieht die Mykorrhizabildung mit etwas grösserer Leichtigkeit als in den Versuchen mit Humusform I. Im übrigen gilt dasselbe wie betreffs dieser.

4) In den Versuchen mit den Humusformen II und III sind die Langwurzeln kräftig von Pilzmyzel angegriffen worden, besonders solchem von *M.R. atrovirens*-Typus, das augenscheinlich eine schädliche Einwirkung auf die Pflanzen ausgeübt hat.

HESSELMAN (1927) hat in den Versuchen sowohl mit den fraglichen Rohhumusformen als mit mehreren anderen nachgewiesen, dass ein deutlicher Zusammenhang zwischen der Entwicklung der Pflanzen und der Stickstoffmobilisierung, vor allem der Nitrifikation im Boden herrscht. Bei den untersuchten Humusformen besteht indessen auch ein Parallelismus zwischen dem Aussehen der Pflanzen und der Entwicklung der Mykorrhizen. Derselbe Parallelismus ist auch betreffs der Vermoderungs- und der Humusstoffschichten in gutartigem Rohhumus nachgewiesen worden (Versuchsreihe B, Jönåker). Auch



in Versuchsreihe D hat im grossen und ganzen ein entsprechender Zusammenhang festgestellt werden können.

Welches kann nun die Ursache dafür sein, dass in den fraglichen Humusversuchen die schönen Pflanzen optimal entwickelte Mykorrhizen haben, während diese im grossen und ganzen schwach ausgebildet bei den schwachen Pflanzen sind? Die nächstliegenden Möglichkeiten scheinen mir folgende zu sein.

1) Die kräftigeren Pflanzen haben in den Wurzeln gegenüber den schwächeren einen reichlicheren Vorrat an Assimilaten, die auf die eine oder andere Weise die Mykorrhizabildung beeinflussen können.

2) In gewissen Humusformen finden sich in grosser Menge Myzelien, die mykorrhizabildenden Pilzen angehören, in anderen dagegen sind diese seltener. Im ersteren Falle werden infolgedessen kräftige Mykorrhizen und dank diesen schöne Pflanzen gebildet.

3) Die Humusformen haben direkt oder indirekt Bedeutung für die Mykorrhizabildung, entweder in der Weise, dass sie die Virulenz der Pilze oder die Aktivität der Wurzelzellen oder beide beeinflussen. Durch eine kräftigere Mykorrhizaentwicklung werden die Pflanzen besser entwickelt.

Die erste Möglichkeit scheint hier vollständig ausgeschieden werden zu können. In den Versuchen waren die Pflanzen anfänglich von identisch derselben Beschaffenheit.

Die zweite Möglichkeit hat etwas grössere Wahrscheinlichkeit für sich. Es ist wahrscheinlich, dass die Mikroflora beträchtlich verschieden in Humusform IV einerseits und in den Humusformen I—III andererseits ist. Hierfür spricht der Umstand, dass Schnallenmyzelien nicht in den Humusformen I und III beobachtet worden sind, während diese zahlreich besonders in Humusform IV gewesen sind, und ausserdem der Umstand, dass Myzel von *M. R. atrovirens*-Typus zahlreicher in den Humusformen II und III als in IV und I war. Es ist möglich, dass beispielweise in älterem Rohhumus triviale Bodenpilze und solche von *M. R. atrovirens*-Typus sich kräftig auf Kosten der mykorrhizabildenden Hymenomyceten entwickeln. Es ist eine den Mykologen bekannte Erfahrung, dass Bodenhymenomyceten weniger häufig in älteren, unwüchsigen Wäldern sind als in jüngeren, gutwüchsigen. Wenn auch eine Verschiedenheit bezüglich der Frequenz der mykorrhizabildenden Hymenomyceten von Anfang an vorliegen sollte, scheint diese doch nicht allein den Unterschied hinsichtlich der Mykorrhizabildung in den verschiedenen Versuchen erklären zu können. Die Versuche zeigen, dass mykorrhizabildende Pilze doch in sämtlichen Humusformen vorhanden gewesen sind. Trotzdem sind jedoch die Mykorrhizen mit Schwierigkeit in den Humusformen I—III gebildet worden, was daraus hervorgeht, dass, wie erwähnt, gewöhnlich zuerst Pseudomykorrhizen konstituiert worden sind.

Es ist meines Erachtens wahrscheinlich, dass in erster Linie die Humusformen selbst direkt oder indirekt die Ursache für die verschiedene Ausbildung der Mykorrhizen gebildet haben. Dies steht in Übereinstimmung mit der Auffassung, der ich früher Ausdruck gegeben habe. Es wird auch dadurch bestätigt, dass vereinzelte Pflanzen in den Humusformen I—III Gruppen von dem Anschein nach optimal entwickelten Mykorrhizen hatten. Dies war besonders auffallend bei Pflanze 5 in Humusform I. Da Rohhumus stets sehr heterogen ist, lässt es sich wohl denken, dass in einer im ganzen genommen

ungünstigen Humusform kleinere Flecke vorkommen können, wo der Humus von anderer und besserer Beschaffenheit ist.

Da in den Versuchen ein Parallelismus zwischen der Intensität der Stickstoffmobilisierung und der Mykorrhizabildung vorhanden gewesen ist, liegt die Annahme nahe, dass die Stickstoffmobilisierung oder mit dieser zusammenhängende Faktoren eine günstige Einwirkung auf die Entwicklung der Mykorrhizen ausüben. Dies stimmt auch mit den Erfahrungen in der Natur überein. Man findet nämlich die schönsten Mykorrhizen in lockerem Rohhumus, und bei einem Vergleich zwischen der Vermoderungs- und der Humusstoffschicht findet man sie am besten in der ersteren entwickelt. Wie dieser Zusammenhang zu deuten ist, lässt sich gegenwärtig kaum einigermaßen sicher entscheiden. Die angestellten Versuche scheinen jedoch in eine bestimmte Richtung zu weisen.

Ich habe früher hervorgehoben, dass der Nährstoffvorrat der Humusdecke, besonders der zugängliche Stickstoff, eine Rolle für die Mykorrhizabildung spielen dürfte. Es zeigte sich nämlich in Reinkulturen, dass Mykorrhizen leichter in Substrat mit  $\text{NH}_4\text{Cl}$ , Nukleinsäure und Pepton zur Entwicklung kamen als in stickstofffreiem Substrat. Ich deutete dieses Verhalten so, dass die Pilze im ersteren Falle eine höhere Virulenz als im letzteren erhielten und daher leichter Mykorrhizen bilden könnten. Zweifellos ist es von grosser Wichtigkeit, dass die Pilze eine genügend hohe Virulenz besitzen, aber es ist auch von grosser Bedeutung, dass die Wurzelzellen sich in einem solchen physiologischen Zustand befinden, dass sie durch ihre enzymatische Tätigkeit den Pilzen die Stange halten können (MELIN 1925). Nur wenn die Wurzelzellen hinreichend kräftig sind, können sie die Pilze zwingen, interzellulär zu leben. Auf Grund früherer Versuche halte ich es für wahrscheinlich, dass in den Pseudomykorrhizen in den Versuchen mit den Humusformen I—III — ausser trivialen Pilzen und Myzelien von *M. R. atrovirens*-Typus — auch Hyphen von mykorrhizabildenden Hymenomyceten enthalten gewesen sind. Dass Mykorrhizapilzen angehörige Hyphen wirklich in den Pseudomykorrhizen vorhanden gewesen sind, geht am besten daraus hervor, dass ein interzelluläres Netzwerk nicht selten sporadisch vorkommen kann. In den Pseudomykorrhizen des Typus B sind es die inneren Rindenzellen, die sich mit diesem Netzwerk gewöhnlich bekleidet haben, die äusseren dagegen haben im grossen und ganzen nicht vermocht, dies zu tun. Das weist darauf hin, dass die Rindenzellen die schwächere Komponente in der Symbiose darstellen. Es ist nun wahrscheinlich, dass eine reichlichere Stickstoffzufuhr zu den Wurzelzellen — in Form von Nitrat oder Ammoniumsalz — direkt oder indirekt die Aktivität dieser letzteren erhöhen kann, so dass eine normale Mykorrhiza ausgelöst wird. Eine lebhafte Stickstoffmobilisierung könnte demnach die Ursache sein, teils dafür dass die Pilze eine hinreichend hohe Virulenz erhalten, teils dafür, dass die Wurzelzellen hinreichend kräftig werden. Eine mutualistische Symbiose würde hierdurch zustande kommen. Es ist a priori wahrscheinlich, dass Nitrate dabei günstiger wirken als Ammoniumsalze.

Es muss indessen betont werden, dass Nitrate keine notwendige Voraussetzung dafür bilden, dass Mykorrhizen rasch bei den Pflanzen zur Entwicklung gelangen. Ich habe früher betont (MELIN 1917, S. 409), dass auf gewissen erst kürzlich trockengelegten Moorböden die Mykorrhizabildung unabhängig von der Nitrifikation im Boden zustande kommt. Ausserdem kann daran

erinnert werden, dass die Mykorrhizen wohlentwickelt beispielsweise in gewissen natürlichen Moorassoziationen sind, in denen Salpeterbildung nicht vorkommt.

Andererseits ist es möglich, dass ein sehr reichlicher Vorrat an Nitraten die Mykorrhizabildung hemmen kann.

Es dürfte wahrscheinlich sein, dass die Voraussetzungen für die Mykorrhizabildung sich verschieden in verschiedenen Humusformen gestalten. Diese Frage bedarf indessen eines weiteren eingehenden Studiums, um beantwortet werden zu können.

Auch nachdem die Mykorrhizasymbiose konstituiert worden ist, spielt die Beschaffenheit der Humusform eine grosse Rolle für die Aufrechterhaltung des Gleichgewichtszustandes zwischen den beiden Symbionten. In Humusform IV konnte eine Störung des Gleichgewichts nicht konstatiert werden, was dagegen in den Humusformen I—III der Fall war. In den C-Mykorrhizen erhielten die Pilzsymbionten allmählich das Übergewicht, und auch betreffs der A-Mykorrhizen konnte in Humusform II eine Tendenz in derselben Richtung konstatiert werden.

Die Ursachen dafür, dass der Gleichgewichtszustand in den Versuchen mit den Humusformen I—III leicht hat gestört werden können, dürfte direkt oder indirekt mit der unbedeutenden Stickstoffmobilisierung zusammenhängen. Es ist möglich, dass die Pilze infolge erschwelter Stickstoffzufuhr von dem Humus her sich den Stickstoff der Wurzelzellen nutzbar zu machen versuchen. Oder man kann sich denken, dass die Wurzelzellen infolge unzureichender Stickstoffzufuhr durch die Pilze geschwächt werden, und dass daher die Wagschale zu ihrem Nachteil sinkt.

In den Humusformen, wo Mykorrhizen mit Schwierigkeit gebildet worden sind, sind die Wurzeln leicht Angriffen verschiedener Pilzmyzelien zum Opfer gefallen, die mehr oder weniger kräftig sowohl in den Kurz- als in den Langwurzeln zur Entwicklung gekommen sind. Andererseits sind die Wurzeln in geringerem Umfang von schädlichen Pilzen bei solchen Pflanzen angegriffen worden, die eine reichliche Ausbildung optimal entwickelter Mykorrhizen erhalten haben. In dieser Hinsicht bestätigen sich die Schlussfolgerungen, zu denen ich durch frühere Untersuchungen gelangt bin, nämlich dass die Mykorrhizapilze ausser der direkten Bedeutung im Dienste der Nahrungsaufnahme auch eine indirekte haben: die Wurzeln gegen schädliche Pilzmyzelien zu schützen.

---

Aus der hier referierten Untersuchung scheint hervorzugehen, dass eine lebhafte Stickstoffmobilisierung in der Rohhumusdecke oder Faktoren, die eng mit dieser zusammenhängen, einerseits die Entstehung optimal entwickelter Mykorrhizen begünstigen und andererseits von grosser Bedeutung für die Erhaltung des Gleichgewichtszustandes zwischen den beiden Symbionten sind. Wenn diese Auffassung richtig ist, so steht das Problem der Verjüngung auf unseren Rohhumusböden in einem neuen und interessanten Lichte da.

Die Mykorrhizafrage und das Problem der Verjüngung auf unseren Rohhumusböden bieten der künftigen Forschung ein reiches Arbeitsfeld. Wahrscheinlich werden wohlgeplante Untersuchungen nach der Methode, die HESSELMAN (1927) ausgearbeitet hat, Resultate liefern, die grosse theoretische und praktische Bedeutung besitzen.

---